1913.
Thesis Heidelberg 1913
10 DEC. 1924

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER BRYOZOEN

I. DAS NERVENSYSTEM VON CRISTATELLA MUCEDO CUV.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
EINER HOHEN MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT DER
RUPRECHT-KARLS-UNIVERSITÄT
ZU HEIDELBERG

VORGELEGT VON

ADOLF GERWERZHAGEN

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1913

00051

(Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie«, Bd. CVII, 2. Heft

DEM ANDENKEN
MEINES LIEBEN VATERS

IN DANKBARKEIT GEWIDMET

I. Einleitung.

Vorliegende Arbeit wurde im Sommer und Herbst 1912 im zoologischen Institut zu Heidelberg ausgeführt. Angeregt dazu wurde ich durch meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Bütschli, dem ich schon an dieser Stelle für das Interesse, mit welchem er das Fortschreiten der Arbeit verfolgte, meinen herzlichsten Dank aussprechen möchte.

Mancherlei Gründe gaben Veranlassung, zunächst die Gattung *Cristatella* zum Objekt meiner Untersuchungen zu machen: einmal die relativ beträchtliche Größe der Einzeltiere, ferner die geringe Ausbildung der Ectocyste, die Leichtigkeit, mit der die Tiere sich ausgestreckt erhalten lassen, was alles die Untersuchung sehr förderte; endlich aber als ausschlaggebender Faktor die Möglichkeit, jederzeit frisches Material in größter Menge aus nicht allzu beträchtlicher Entfernung beschaffen zu können.

Es scheint vorerst nicht gerade günstig, daß meine Untersuchung sich nur auf einen Vertreter der Bryozoen bezieht. Vor allem wäre ein vergleichendes Studium der Gymnolämen erwünscht. Ich hoffe, das recht bald nachholen zu können. Da aber immerhin noch einige Zeit vergehen wird, bis ich zu einem Aufenthalt am Meere Zeit und Gelegenheit finde, halte ich es für zweckmäßig, die beim Studium der *Cristatella* gewonnenen Resultate einstweilen selbständig zu publizieren.

II. Historisches.

Der Darstellung meiner Ergebnisse schicke ich einen Überblick über die Geschichte der Erforschung des Nervensystems der phylactolämen Bryozoen und den zurzeit erreichten Stand unsrer Kenntnisse voraus. 1843, mehr als 100 Jahre nach der ersten Beobachtung einer Süßwasserbryozoe durch TREMBLEY, entdeckten DUMORTIER und VAN BENEDEN das Nervensystem dieser Tiere. Sie beschreiben ein Nervencentrum, aus zwei Ganglien bestehend, die durch eine darüber liegende Commissur verbunden seien, aber sonst — wie sie speziell für *Lophopus* angeben — jedes in einer besonderen Höhle liegen, und zwar supraösophageal, hinter dem Epistom. Fünf Jahre später gibt VAN BENEDEN, merkwürdigerweise ohne es zu bemerken, eine erheblich abweichende Darstellung, spricht er doch nur von einem einzigen Ganglion, das auf der »Vorderseite« eingebuchtet sein soll.

Ebenso beschreibt ALLMAN in seiner berühmten Monographie der »Fresh-Water *Polyzoa*« (1865) ein unpaares Ganglion als ovales Gebilde von etwas gelapptem Umriß, das dem Oesophagus analwärts, dicht unter dem Munde aufliegt.

HYATT (1867) dagegen erklärt das Ganglion, zweifellos unter dem Einfluß der ersten Darstellung DUMORTIERS und VAN BENEDENS, wieder für paarig, trotzdem er an ihm nichts von einem Einschnitt oder einer Ausbuchtung beobachten konnte. Er vermutet deshalb, daß die Commissur ebenso dick wie die beiden Ganglien sei und darum eine Abgrenzung der letzteren nicht möglich. Für die Nierenform des Ganglions in der Seitenansicht, die er deutlicher erkennt als die früheren Autoren, findet er eine höchst absonderliche Erklärung. Vor jeder Einziehung des Polypids soll eine Kontraktion des Ganglions stattfinden, die dazu führe, daß das basale Ende des Ganglions umbiege und sich dem apicalen Ende anlege.

NITSCHE (1868) bestätigt und vervollständigt die ALLMANsche Darstellung. Er erkennt, daß das in der Einzahl vorhandene, etwa dreimal so breite als lange Ganglion von der Seite geschen stets nierenförmig ist, da seine Ventralfläche eine tiefe Querfurche besitzt. Embryonal soll sogar eine Hirnhöhle vorhanden sein, die später durch Aneinanderlegen der Wände verschwinde. Die ventrale Querfurche denkt er sich durch sekundäre Einstülpung entstanden.

In seiner »Monographie der Süßwasserbryozoen« (1886) korrigiert KRAEPELIN alle früheren Autoren, indem er feststellt, daß das Ganglion auch in lateraler Ansicht nicht nierenförmig, sondern ellipsoidisch erscheint. Die ventrale Furche der Niere sei eine Hirnhöhle, die ja freilich NITSCHE schon bei Embryonen gesehen hatte. Die Hirnhöhle trennt einen analen, äußerst massigen, von einem ösophagealen, sehr dünnwandigen Hirnabschnitt. An einer Schnittserie beschreibt KRAEPELIN diese Höhle genauer als medianen geschlängelten Spalt mit einem im Centrum des Ganglions schräg dorsal-aboralwärts ziehendem Divertikel.

Anscheinend in Unkenntnis der Arbeit KRAEPELINS, läßt SAEFFTIGEN (1888) die ösophageale Wand des Ganglions von der Endothelschicht gebildet sein, trotzdem spricht er — begrifflich anfechtbar — von einer Ganglionhöhle.

Erst BRAEM gibt 1890 eine völlig klare Beschreibung des Ganglions. Er bezeichnet es ganz richtig als Blase mit äußerst dünner ösophagealer und verdickter analer Wand. Die Verdickung besteht aus einem von ihm sogenannten Basalstück und einem dasselbe umziehenden ringförmigen Wulst.

Was den histologischen Bau des Ganglions betrifft, so versteht es sich von selbst, daß hierauf erst durch die Schneidetechnik Licht fallen konnte. Wir finden denn auch erst bei NITSCHE eine kurze Bemerkung hierüber. Er läßt das Ganglion bestehen aus Kernen und einer feinkörnigen Masse, wobei erstere überwiegen sollen.

VERWORN (1887) glaubt Unterschiede in der Größe der Ganglienzellen zu bemerken.

KRAEPELIN stellt fest, daß die Ganglienzellen peripher liegen, während im Innern Nervenfaserstränge verlaufen.

Auch BRAEM spricht von einer Rindenschicht, aus Ganglienzellen bestehend, die feine Faserzüge im Innern umschließe. Ganz richtig erkennt er, daß im analen Wulst die Fasern konzentrisch verlaufen.

Wenn so Gestalt und Bau des Ganglions im wesentlichen klar gestellt sind, so gilt dies doch nicht für die peripheren Teile des Nervensystems, deren Erforschung naturgemäß sehr viel schwieriger ist. Drei Organsysteme: Tentakelkrone, Epistom und Darm, sind es vor allem, deren Innervierung die einzelnen Autoren zu entdecken sich bemühten, und für welche denn auch fast alle in verschiedener Weise, oft durch nicht immer glückliche Verquickung von Beobachtung und Phantasie, ein System von Nervenbahnen entwarfen.

Bezüglich der Innervierung der Tentakelkrone macht zuerst ALLMAN bestimmte Angaben. Nach seiner Beschreibung soll das Ganglion beiderseits einen ziemlich dicken Nervenstrang abgeben, der sofort in den Lophophorarm der betreffenden Seite hineinzieht und dort unter der oralen Wand des Armes bis zur Spitze verläuft, dann aber umbiegt, auf der Medianseite des Armes zurückkehrt, um (dieses allerdings nur vermutungsweise) sich am Ursprunge der Arme mit dem entsprechenden Nerven der andern Seite zu vereinigen. Nur auf der Lateralseite soll dieser, das Hufeisen also völlig umziehende Nerv intertentakulär gelegene Zweige zur Versorgung der Tentakeln abgeben. Ehe die beiden Lophophornervenstränge, vom Ganglion ausgehend, die Lophophorarme erreichen, senden sie einen Ast nach der ventralen Seite (der hämalen nach der ALLMANschen Nomenklatur), welcher die Innervierung der dort gelegenen Tentakeln in entsprechender Weise übernimmt.

Von dieser Darstellung unterscheidet sich diejenige HYATTS insofern, als dieser Autor die dorsalen, nach seiner Nomenklatur brachialen Lophophornerven an der Spitze der Arme enden läßt. — Auch NITSCHE konnte von einem Umbiegen und Zurückkehren dieser Nerven nichts bemerken. Durch einen glücklichen Zufall gelingt ihm die Entdeckung, daß sie überhaupt keine eigentlichen Nerven sind, sondern zum Centralnervensystem gerechnet werden müssen, da sie dem Ganglion als mächtige hornartige Auswüchse aufsitzen, deren Bau sich in nichts von dem des Ganglions unterscheidet. Intertentakuläre Nerven sollen in regelmäßigen Abständen, aber nur nach der Lateralseite, von diesen Ganglionhörnern entspringen. Auf der Medianseite hat er diese Nerven auch gesehen, konnte aber ihren Ursprung nicht feststellen. Ventralwärts läßt er ganz richtig die beiden seitlichen Enden des Ganglions selbst sich in einen sehr feinen Nerven fortsetzen, von dem, ebenso wie von den Ganglienhörnern, intertentakuläre Nerven entspringen. Er bezeichnet diesen »oralen« Nerven, der dem von ALLMAN beobachteten hämalen entspricht, als Schlundring, den er zunächst auch für geschlossen hält. In einer späteren Arbeit hat er sich aber nicht wieder davon überzeugen

können. Die intertentakulären Nerven, von denen schon Allman und Hyatt vermuteten, daß sie die Tentakeln versorgen, läßt Nitsche nach der sogenannten Kelchmembran ziehen und dort nach Spaltung in zwei bis vier Äste endigen.

Verworn schließt sich, soweit es ihm gelang, die von Nitsche geschilderten Details zu sehen, der Auffassung dieses Autors an.

Auch Kraepelin konnte bezüglich der Innervierung der Tentakelkrone nichts wesentlich Neues finden. Den Schlundring Nitsches hält er für geschlossen. Als erster sieht er, daß, wie das Ganglion, so auch die Ganglionhörner hohl sind. Die intertentakulären Nerven enden nach seinen Beobachtungen nicht an der Kelchmembran, sondern setzen sich in die Tentakeln fort. In ihrem Verlauf sollen sie mindestens eine Ganglienzelle aufweisen. Die Abbildung, welche er zur Erläuterung dieser Behauptung gibt, ist aber derart, daß man unmöglich glauben kann, er habe die wirklichen Tentakelnerven gesehen.

Die bei weitem exakteste und ausführlichste Darstellung der Innervierung der Tentakelkrone verdanken wir Saefftigen. Das orale Nervenpaar hält er, wie Nitsche und Kraepelin, für einen wahren Schlundring, der auch dann geschlossen sei, wenn ein Tentakel in die Medianebene fällt. Dorsalwärts vom Ganglion beschreibt er einen entsprechenden kleineren Nervenring, der seine Entstehung dem Umstande verdankt, daß die zur Versorgung der analen Tentakeln bestimmten Nerven die Epistomhöhle überbrücken müssen. Die einzelnen Tentakelnerven, von ihm als Radialnerven bezeichnet, sollen mit einer tripolaren Ganglienzelle entspringen, die zwei Fortsätze in die beiden vorhandenen Wurzeln und den dritten in den Radialnerven entsendet. Auf dem Wege zur Tentakelbasis schalten sich in diesen Radialnerven kleine Ganglienzellen ein, von denen Fasern direkt zur Kelchmembran ziehen sollen, um dort mit Sinneszellen zu endigen. Distal von diesen intertentakulären Ganglienzellen teilt sich jeder Radialnerv, so daß von dem intertentakulären Teilungspunkte aus zwei Nerven in die beiden nächststehenden Tentakeln hineinziehen. Dort gabeln sie sich wiederholt, lassen sich aber nicht über ein Zehntel der Tentakellänge verfolgen.

Braem konnte manche der von Saefftigen beschriebenen Einzelheiten nicht finden. Er hält es für zweifelhaft, ob der Schlundring geschlossen sei, bestätigt dagegen das Vorhandensein des dorsalen, vielleicht geschlossenen Nervenringes, ebenso die dichotome Teilung der Radialnerven an der Tentakelbasis und das Vorhandensein wenigstens einer Ganglienzelle am Ursprung und einer am Teilungspunkt der radialen Nerven. Für alle weiteren Einzelheiten überläßt er Saefftigen die Verantwortung.

Weit unsicherer noch als das Bild der Innervierung der Tentakelkrone bleibt das der übrigen Teile des peripheren Nervensystems. Was zunächst den Darm angeht, so behaupten schon Dumortier und van Beneden, daß vom aboralen Teil des Gehirns ein Nervenpaar zum Oesophagus ziehe. — Ihnen schließt sich Allman an.

Hyatt läßt ebenfalls zwei Nerven zum Oesophagus ziehen, glaubt aber, daß sie diesen umfassen und sich auf der ventralen Seite zu einem Ringe schließen. Dieser Ring ist nach seiner Meinung der wahre Schlundring.

Auch Allman sah schon in den beiden Oesophagealnerven die eigentlichen Repräsentanten des Schlundrings. Hyatt und Allman stehen damit allein; denn alle übrigen, früheren oder späteren Beobachter bezeichnen das die ventralen Tentakeln versorgende Nervenpaar als Schlundring.

Nach Hyatt sollen zwei weitere Nervenpaare Mittel- und Enddarm versorgen. — Nitsche beobachtete überhaupt nichts von Darmnerven. — Kraepelin bestätigt die Angaben Dumortiers und van Benedens.

Saefftigen vermutet das Vorhandensein von sympathischen Nerven, konnte aber nur Andeutungen davon finden; Braem bestreitet wieder die Existenz ösophagealer Nerven, glaubt aber, daß Fasern zum Enddarm ziehen.

Noch schwankender erscheint die Innervierung des Epistoms. Dumortier und van Beneden lassen ein Nervenpaar dahin ziehen; nach Allman sollen die ösophagealen Nerven auch diese Funktion übernehmen. — Hyatt vermutet, daß ein von der gemeinschaftlichen Wurzel des brachialen und oralen Nerven jederseits entspringender Ast das Epistom versorge, Nitsche dagegen, daß vom Ganglion ein feiner Nervenfaden ins Epistom eintrete. — Nach Kraepelin sind zwei derartige Nerven vorhanden. — Saefftigen und Braem bemerkten nichts von epistomalen Nerven.

Zum Schluß noch einige Worte über die Innervierung der Tentakelscheide und der Koloniewand. Erst Hyatt läßt jederseits vom Ganglion, distal vom epistomalen Nerven, aus der gemeinschaftlichen Wurzel der brachialen und oralen Nerven einen Ast zur Endocyste abgehen, konnte ihn aber nicht weiter verfolgen. — Verworn erwägt rein theoretisch die Möglichkeit eines kolonialen Nervensystems gerade bei *Cristatella*, hält es aber schließlich doch für überflüssig. — Als völlig sicher betont Kraepelin das gänzliche Fehlen von Nerven sowohl an der Tentakelscheide als an der Koloniewand. — Demgegenüber stehen die Beobachtungen Saefftigens, der aus der Aboralfläche des Ganglions nach der Ventralseite zwei Nerven entspringen sah, die im Dissepiment verlaufen und schließlich auf der Subösophagealseite an die Leibeswand gelangen, wo sie sich verbreiten. Dorsalwärts sollen mehr als zwei Nerven aus dem Ganglion austreten, die, im dorsalen Teil des Dissepiments verlaufend, sich gabeln und in einer Anzahl von Zweigen an die Körperwand treten. Auf der Tentakelscheide vermochte er weder diese noch die ventralen Nerven zu verfolgen. — Die dorsalen Nerven hat Braem wohl auch gesehen, läßt sie aber zum Enddarm ziehen. Über etwa vorhandene Körperwandnerven bemerkt er nichts.

Ob den ectoprocten Bryozoen Sinnesorgane zukommen, erscheint allen Autoren mehr oder weniger zweifelhaft Allman spricht sie ihnen ab, wenn nicht etwa das Epistom sich als ein solches erweisen sollte. — Nitsche bemerkte an den Tentakeln von *Alcyonella* steife Borsten, die er für Tastborsten hielt. — Auch Verworn, Kraepelin und Braem haben diese Gebilde gesehen, nicht aber die Sinneszellen selbst, denen sie aufsitzen. — Saefftigen sagt nichts von Sinneszellen an den Tentakeln, wohl aber beschreibt er solche im Epithel der Kelchmembran.

Das ist im wesentlichen alles, was bis jetzt über das Nervensystem der Bryozoen bekannt wurde. Eine Fülle von zum Teil bewunderungswürdig feinen Beobachtungen liegt vor, und doch ist es schwer, aus der Gesamtheit der sich vielfach widersprechenden Angaben das richtige Bild herauszuschälen. Gerade die genaueste und ausführlichste Darstellung, welche Saefftigen gegeben hat, bleibt wegen des gänzlichen Fehlens von Abbildungen einigermaßen unsicher. Zudem wird sie von einem so zuverlässigen Beobachter wie Braem nur in wenigen Punkten bestätigt.

III. Technisches.

Unsere mangelhafte Kenntnis des Nervensystems der Bryozoen ist weniger auf Vernachlässigung dieses Gebietes als auf technische Schwierigkeiten zurückzuführen. Heben sich doch am ganzen gefärbten Tier nicht einmal die centralen Teile deutlich ab. Die Rekonstruktion von Schnittserien, wie sie vor allem KRAEPELIN, SAEFFTIGEN und BRAEM versuchten, verhalf zwar zu einer genaueren Kenntnis dieser Teile, scheiterte aber an der außerordentlichen Feinheit der peripheren Nerven. Es lag also auf der Hand, daß, wenn es mir überhaupt gelingen sollte, zu einer einigermaßen erschöpfenden Kenntnis des Nervensystems zu kommen, dies nur durch Anwendung neuer Methoden möglich sein konnte. Vor allem mußte ich daran denken, systematische Versuche mit den verschiedenen specifischen Nervenfärbungsmethoden anzustellen. Eine Reihe neuerer Autoren sind dem gleichen Gedanken gefolgt, kamen aber zu keinem Ergebnis. KRAEPELIN behauptet geradezu, daß das Nervensystem der Bryozoen durch specifische Färbungen nicht darstellbar sei; CALVET kam zu dem gleichen Ergebnis bei den marinen Ectoprocten, und selbst einem so gewiegten Techniker wie RETZIUS versagten alle bekannten Methoden bei Phylactolaemen. — Obgleich also die Aussichten nicht sonderlich verlockend schienen, probierte ich nacheinander die APATHYsche Nachvergoldung, die Silbermethoden von CAJAL und BIELSCHOWSKY und schließlich die EHRLICHsche Lebendfärbung mit Methylenblau.

Zunächst schien mir die CAJALsche Silberimprägnierung nach Acetonfixierung und nachheriger Reduktion mit Hydrochinon am aussichtsreichsten; bald aber erzielte ich mit der EHRLICHschen Methode so schöne Resultate, daß ich mich auf diese beschränkte. Vor allem auch deshalb, weil diese Methode, wenn sie gelingt, die einfachste und wenigst zeitraubende ist. Sie ermöglichte es mir, die gesamten vorliegenden Untersuchungen am Totalobjekt auszuführen.

Was die Fixierung betrifft, so geben die beiden bekannten Methoden, die mit Ammonpikrat wie die von BETHE in die Technik eingeführte mit Ammonmolybdat, erst bei Zusatz von etwas Osmiumsäure gute Resultate. Es ist zu beachten, daß man nicht zuviel Osmiumsäure zusetzt, da sonst zu starke Bräunung eintritt, welche die Totaluntersuchung erschwert. Bezüglich der Färbung ist folgendes zu bemerken. Es empfiehlt sich, stets mit frischer Methylenblaulösung zu arbeiten und für die Färbung recht lebenskräftige Kolonien mit möglichst großen Einzeltieren auszusuchen. Ich pflegte die Kolonien in

mit Aquarienwasser gefüllte Petrischalen zu bringen und dann erst Methylenblaupartikelchen zuzusetzen, bis das Wasser eine ziemlich kräftige blaue Farbe annahm. Je nach der Stärke der Lösung tritt die Färbung früher oder später ein; den richtigen Augenblick gilt es abzupassen und dann — bevor der Höhepunkt der Färbung erreicht ist — die Tiere zu betäuben, um die sonst unfehlbar eintretende Einziehung zu verhindern. Ich verwendete dazu stets Kokain, das ich in fester Form der Farblösung direkt zusetzte. Nach erfolgter Betäubung spült man kurz in Wasser ab, um dann bis zu 24 Stunden in einem der obigen Gemische zu fixieren. Da die Tiere in zu starker Methylenblaulösung bald absterben, anderseits aber eine starke Lösung wegen der schneller, oft schon nach $^1/_2$ Stunde erfolgenden Färbung bequemer ist, kann man sich so helfen, daß man die Kolonien, ehe die Tiere absterben, aus der starken in eine schwach blaue Lösung bringt. In dieser erholen sie sich rasch, und die Färbung tritt meist sehr schnell und schön ein. Auf diese Weise läßt sich die Innervierung der Tentakelkrone vollständig darstellen. Später als die Färbung der Nerven der Tentakelkrone erfolgt die der übrigen Teile des Nervensystems, und zwar meist so, daß sich zunächst die Längsstämme der Tentakelscheide und das dazwischenliegende Ganglienzellnetz, dann die Darmnerven und schließlich erst das Ganglienzellnetz der Koloniewand färben. Vor allem die Innervierung der Sohle, wo die dicke äußere Gallertzellenschicht das Eindringen der Lösung erschwert, ist nach dieser Methode kaum darstellbar. Ich versuchte daher Injektionen von Methylenblau in die Leibeshöhle. Ganz gleichgültig, ob die ziemlich starke Lösung mit gewöhnlichem Wasser oder mit physiologischer Kochsalzlösung hergestellt war, trat, ohne daß die Tiere durch das injizierte Methylenblau geschädigt zu sein schienen, sehr bald die Färbung des kolonialen Nervensystems ein. Wirkte auch noch Methylenblau von außen ein, so erhielt ich bisweilen ziemlich vollständige Darstellungen des gesamten Nervensystems. Um das Nervennetz des Darms recht deutlich zu bekommen, läßt man die Tiere vorteilhaft einen Tag hungern, da der Darm frisch gefangener Tiere meist strotzend gefüllt ist, und seine Undurchsichtigkeit die Beobachtung erschwert. Es bedarf dazu keiner besonderen Veranstaltungen, scheitert doch das Halten von Cristatellen in Aquarien bedauerlicherweise stets daran, daß die gefräßigen und mit einer kolossalen Verdauungsfähigkeit begabten Tiere nicht genügend Nahrung finden.

Ich glaube damit alles angeführt zu haben, was für die Methylenblaufärbung von Bedeutung ist. Eines möchte ich noch hinzufügen,

nämlich, daß oft trotz Erfüllung aller Vorbedingungen, die Färbung ausbleibt oder sich nur auf wenige Individuen beschränkt. Absolut gleichaussehende Tiere können unter denselben Bedingungen sich doch ganz verschieden schnell färben. Da außerdem die Entfärbung sehr bald, nachdem der Höhepunkt der Tinktion erreicht ist, eintritt, so wird es niemals gelingen, alle Tiere einer Kolonie gefärbt zu erhalten. Es empfiehlt sich deshalb, stets mit reichlichem Material zu arbeiten. Man wird dann aus der Gesamtheit der gefärbten Tiere das vollständige Bild leicht rekonstruieren können.

IV. Beschreibung des Nervensystems von Cristatella mucedo Cuv.

A. Centralnervensystem.

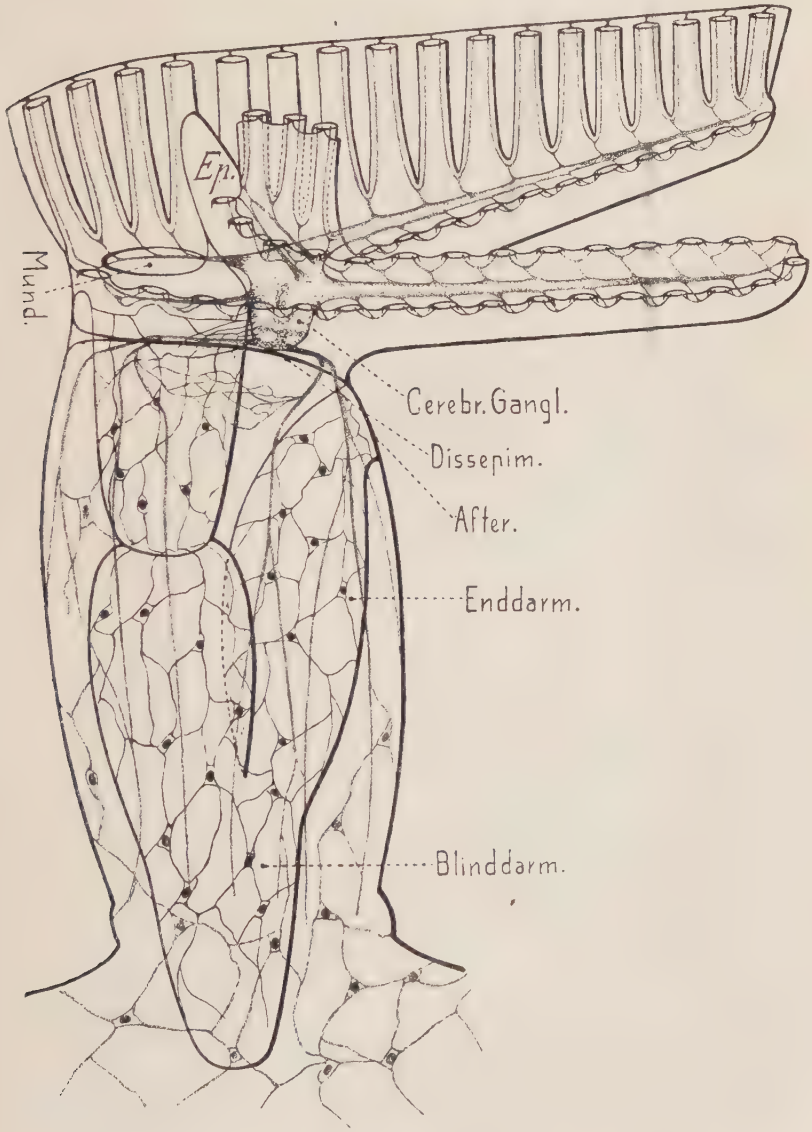
Im folgenden will ich versuchen, in systematischer Weise die Resultate meiner Untersuchung darzulegen.

Wie aus den vorhergehenden Abschnitten schon ersichtlich, besteht das Nervensystem aus einem supraösophagealen Ganglion, den durch Ausstülpung desselben entstandenen Ganglionhörnern, einer Reihe von Nervenstämmen und typischen Ganglienzellnetzen (Taf. XII, Fig. 1 und Textfig. 1).

Das Ganglion wurde von Kraepelin und Braem schon ziemlich genau beschrieben. Ich kann daher hier im wesentlichen nur die Ergebnisse dieser Forscher bestätigen. Es entsteht embryonal durch Invagination und liegt beim erwachsenen Tier als querovale Blase, dicht analwärts vom Ursprung des Epistoms, der Dorsalwand des Oesophagus an, befestigt durch das hier vom Oesophagus abgehobene und das Ganglion auf der Dorsalseite umschließende Endothel der Leibeshöhle. Der Hohlraum der Blase ist zum Teil reduziert infolge der mächtigen Entwicklung der dorsalen und basalen Wand, wo ein ringförmiger Wulst, gebildet von einer großen Zahl konzentrisch verlaufender Fibrillen, nach innen vorspringt (Textfig. 2, S. 318). Daher erscheint die Dorsalwand des Ganglions in der Seitenansicht nierenförmig. Zwischen der apicalen und basalen Hälfte des Wulstes läßt sich eine besondere Verdickung unterscheiden, das von Braem sogenannte Basalstück, welches vom Wulst ringförmig umschlossen wird (Taf. XIII, Fig. 11). Der dem Oesophagus anliegende Teil der Ganglionwand ist sehr dünn und wurde deshalb von den älteren Autoren übersehen. Sie mußten so naturgemäß dazu kommen, dem ganzen Ganglion eine nierenförmige Gestalt zuzuschreiben, die, wie bemerkt, nur der Dorsalwand zukommt.

Der histologische Bau des Ganglions ist nur ungenügend bekannt.

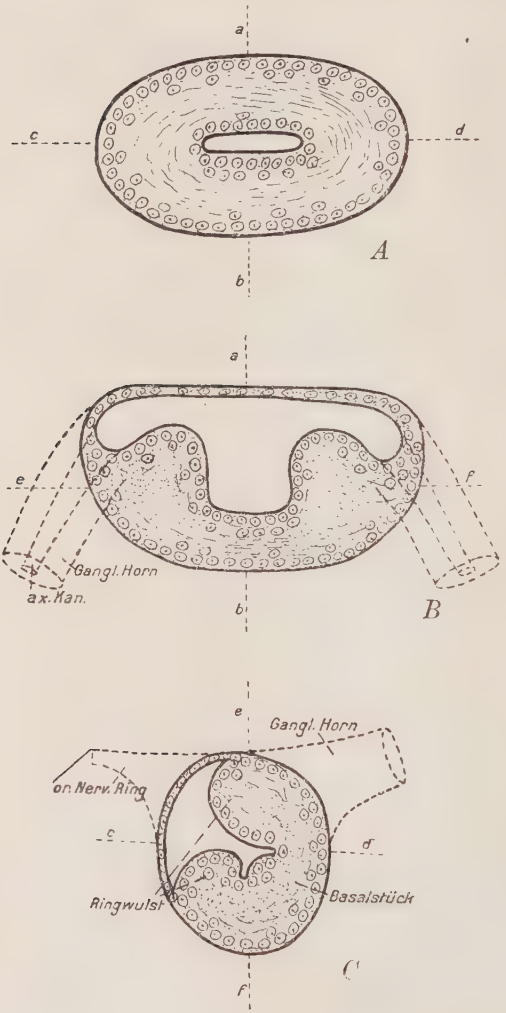
Da ich mich in dieser Arbeit auf die Ergebnisse meiner Untersuchungen an Totalpräparaten beschränken will und erst in einem weiteren Bei-



Textfig. 1.

Schematisches Bild eines Einzeltieres von *Cristatella*, Ansicht auf die linke Seite: Tentakeln größtenteils abgeschnitten gedacht. Die wichtigsten Nervenbahnen eingezeichnet, Radialnervenseitenäste weggelassen und Ganglienzellnetz der Tentakelscheide nur angedeutet. *Ep*, Epistom.

trage, zusammen mit der Histologie der übrigen Gewebe, auch die des Nervensystems behandeln möchte, kann ich hier nur die wenigen Tatsachen anführen, die sich am Totalpräparat ergeben haben. Die Ganglienzellen, welche, wie KRAEPELIN ausgeführt hat, und wie ich mich selbst an gelegentlich angefertigten Schnittserien überzeugen konnte, vor allem den äußeren Belag des Ganglions und die Auskleidung seiner Höhle bilden, sind alle von gleicher Größe, relativ klein, spindelförmig mit grossem ovalem Kern. Ob neben vorwiegend bipolaren Zellen auch uni- und multipolare vorkommen, war nicht zu entscheiden, da sich mit Methylenblau immer nur sehr wenige Ganglienzellen darstellen ließen (Taf. XIII, Fig. 11). Besser als diese färbten sich die Fibrillen, welche im Ringwulst circulär verlaufen, im übrigen aber, zu gröberen oder feineren Bündeln verflochten, sich plexusartig in der Wand der Ganglionblase verbreiten.



Textfig. 2.

Schnitte durch das Ganglion. *A*: Querschnitt in der Richtung der Linie *ef* auf Fig. *B* u. *C*; *B*: Horizontalschnitt in der Richtung der Linie *cd* auf Fig. *A* u. *C*; *C*: Medianer Sagittalschnitt in der Richtung der Linie *ab* auf Fig. *A* u. *B*.

Auf der Analseite sitzen dem Ganglion apicalwärts zwei mächtige Arme auf, die Ganglionhörner, (Taf. XII, Fig. 2), wie sie NITSCHE bereits treffend genannt hat. Sie entstehen embryonal als Auswüchse des

Ganglions und lassen im Innern einen Kanal erkennen, der mit der Hirnhöhle kommuniziert (Taf. XIII, Fig. 11 und Textfig. 2 S. 318 *ax.Kan.*). Demnach sind sie morphologisch zum Centralnervensystem zu rechnen. Vom Ganglion aus ziehen die Ganglionhörner zunächst schräg lateralwärts, biegen dann nach der Dorsalseite um und treten in die Lophophorarme ein, wo sie in der Medianebene des betreffenden Arms unter dem ectodermalen Epithel der Decke verlaufen. Gegen das Distalende der Arme zu werden sie allmählich dünner und enden schließlich ein Stück von der Spitze der Lophophorarme entfernt (Taf. XII, Fig. 1 u. 2.)

Der feine Kanal ist ziemlich weit in die Hörner hinein zu verfolgen. Von der apicalen Hälfte des Ringwulstes aus ziehen Bündel von Nervenfasern in die Ganglionhörner hinein. Ein axiales dickes Bündel verläuft regelmäßig basalwärts vom Centralkanal, plexusartig verflochten mit einigen weiteren Bündeln seitlich und apical vom Kanal. Diese Faserstränge durchziehen in wechselnder Anordnung die ganze Länge der Ganglionhörner (Taf. XII, Fig. 2, 3, 4; Taf. XIII, Fig. 7 u. 10). Verflochten mit ihnen sind feinere Bündel und Einzelfasern, die am Ursprung der Ganglionhörner in den schon erwähnten Faserplexus übergehen, der sich in der Wand des Ganglions verbreitet.

Ich muß an dieser Stelle bereits hervorheben, daß in allen Fällen, wo ich den Ausdruck Nervenfasern gebrauche, diese nicht ohne weiteres zu identifizieren sind mit den in den Zeichnungen dargestellten Elementen. Letztere sind ausschließlich Neurofibrillen. Nur diese vermochte ich, wie das im Wesen der Methylenblaufärbung begründet liegt, scharf zu erkennen.

Bezüglich der Ganglienzellen in den Ganglionhörnern ist zu bemerken, daß sie in der Basis der Hörner dicht gehäuft liegen (Taf. XII, Fig. 4), distalwärts dagegen stets zu Gruppen vereinigt sind, die sich hauptsächlich an den Wurzeln der später zu besprechenden Radialnerven finden (Taf. XII, Fig. 2 u. 4). Dazwischen sind allerdings weitere Ganglienzellen in geringerer Anzahl verteilt. Eine strenge Scheidung in Faser- und Zellschicht ist in den Ganglionhörnern nicht vorhanden. Die Ganglienzellen (Taf. XIII, Fig. 7 *G.Z.*) entsprechen in Größe und Form vollkommen denen des Ganglions. Sie sind wie diese spindelförmig und besitzen einen relativ großen Kern. Nur ganz minimale Größenunterschiede kann man an den durchweg bipolaren Zellen beobachten.

Für ziemlich sicher halte ich, daß die in die Zelle eintretende Fibrille sich zu einem den Kern umhüllenden Gitter aufsplittert, (Taf. XIII, Fig. 7 u. 10 *G.Z.*), doch scheint die Methylenblaumethode für eine voll-

kommen klare Darstellung dieser Gebilde nicht geeignet zu sein. Fraglich ist auch, ob dieses Verhalten allgemein gültig ist. Nähere Angaben über den Fibrillenverlauf werden erst im Anschluß an die jetzt zu besprechenden Radialnerven vorzubringen sein.

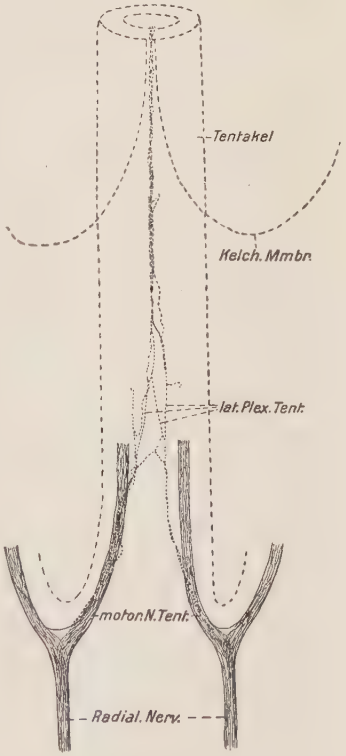
B. Innervierung der Tentakeln.

Die von Saefftigen beschriebenen Radialnerven entspringen zum größten Teil von den Ganglionhörnern, zum Teil aber auch vom Ganglion, die letzteren unter Bildung eines dorsalen (= epistomalen) und eines ventralen (= oralen) Nervenringes (Taf. XII, Fig. 2). Sie dienen im wesentlichen zur Innervierung der Tentakeln. Ihres einfacheren Verlaufs wegen beginne ich mit den Radialnerven, welche von den Ganglionhörnern entspringen. Betrachtet man letztere von der Apikalseite, so bemerkt man zuweilen schon am ungefärbten Objekt seitliche Verdickungen der Hörner, und zwar immer dort, wo die Quersepten der Lophophorarme deren Leibeshöhlenraum einengen. An diesen Stellen, also intertentakulär, entspringen nun, meist lateral und medial fast genau sich entsprechend, nach beiden Seiten die Radialnerven. Daß die Radialnerven auf der Lateral- und Medianseite der Lophophorarme sich völlig entsprechen, ist natürlich nicht möglich, da wegen der größeren Tentakelzahl auf der Lateralseite auch die Zahl der Radialnerven auf dieser Seite überwiegt. Am Ursprung der Radialnerven liegen Gruppen bipolarer Ganglienzellen, von welchen Nervenfasern ausgehen, zu denen aber noch viele direkt aus den Hörnern tretende sich gesellen. Erst in einiger Entfernung von den Hörnern vereinigen sich die Fasern zu einem Radialnerv (Taf. XII, Fig. 2). In dieses Wurzelsystem sind oft einzelne Ganglienzellen hineingerückt. Nachdem sich die Wurzelfasern zum Radialnerv vereinigt haben, zieht dieser unter dem ectodermalen Epithel der Lophophorarmdecke lateralwärts, biegt am Armrand apicalwärts um und verläuft zunächst wie bisher intertentakulär zwischen die Basis zweier Tentakeln (Taf. XII, Fig. 1; Taf. XIII, Fig. 6). Dort gabelt er sich. Die beiden Äste treten in die beiden benachbarten Tentakeln und sind unter deren proximalem und distalem (in bezug auf den ganzen Lophorarm) Epithel bis zur Tentakelspitze zu verfolgen.

In jeden Tentakel ziehen also, wie Saefftigen bereits feststellte, zwei Nervenäste, die zwei benachbarten Radialnerven entstammen. Sie sind aber nicht die einzigen Nerven, welche in die Tentakeln eintreten. Schon an seiner Umbiegungsstelle gibt jeder Radialnerv beiderseits einen dünnen Seitennerv ab (Taf. XII, Fig. 3), und dieser Vorgang

wiederholt sich bis zur Gabelung des Radialnervs noch drei- oder viermal. Es vereinigen sich nun jeweils die proximalen Seitenzweige eines Radialnervs nacheinander mit den distalen des proximalen Nachbars, so daß schließlich ein lockerer Plexus von Fasern in den Tentakel eintritt, der zwischen den Radialnerven liegt, von denen sie entspringen. Im Tentakel verlaufen die Fasern auf der Medianseite, aber wie der proximale und distale Tentakelnerv unmittelbar unter dem Ectoderm. In Taf. XII, Fig. 3, habe ich den Modus, nach welchem dieser Nervenplexus durch Vereinigung von Seitenzweigen der Radialnerven entsteht, genau abgebildet. Man erkennt leicht, daß im einzelnen erhebliche Modifikationen vorkommen können. Auffällig ist die Feinheit der Seitenzweige, die bis auf den distalsten nur wenige Fibrillen enthalten.

Kurz vor der Gabelung des Radialnerven gibt dieser noch einen äußerst feinen Nerven nach beiden Seiten ab. Auch hier vereinigen sich die proximal abbiegenden Fasern des einen Radialnervs mit den distalwärts ziehenden des proximalen Nachbars, genau wie es für die mehr basal entspringenden Seitennerven schon beschrieben ist. Während letztere jedoch nach ihrer Vereinigung auf der Medianseite der Tentakeln verlaufen, biegen diese lateralwärts und ziehen auf der Außenseite unter der Ansatzlinie der Kelchmembran gegen die Tentakelspitze hin (Textfig. 3).



Textfig. 3.

Lateraler (Äußerer) Nervenplexus der Tentakeln. Tentakel, Kelchmembran, Radialnerven und die motorischen Tentakelnerven schematisiert. Der auf der Innenseite verlaufende Tentakelplexus weggelassen.

Insgesamt durchziehen also jeden Tentakel vier Systeme von Nervenfasern: ein proximaler und distaler Nervenstamm, ein lockerer Plexus auf der Medianseite und ein entsprechender, aber äußerst zarter Plexus auf der Lateralseite.

Weder in diese Nerven, noch in die sie erzeugenden Radialnerven sind Ganglienzellen eingeschaltet. Was von solchen vorkommt, be-

schränkt sich auf die schon erwähnten Zellen, die bisweilen aus den Ganglionhörnern in die Radialnervenwurzeln gerückt sind (Taf. XIII, Fig. 7 *c*). Die gegenteiligen Angaben von Kraepelin, Saeffti-gen und Braem kann ich also nicht bestätigen.

Der verschiedenartige Ursprung und Verlauf der Tentakelnerven legt es nahe, an eine Differenzierung in motorische und sensorische Nerven zu denken. Schon Saefftigen vermutete dergleichen, da er außer den Gabelästen des Radialnervs in jeden Tentakel ein Paar feiner Seitennerven ziehen sah.

In der Tat ist nun ein funktioneller Unterschied feststellbar, indem der proximale und der distale Nerv höchstwahrscheinlich die Tentakelmuskeln innervieren, während die Fasern des medianen Plexus in epithelialen Sinneszellen endigen (Taf. XIII, Fig. 6). An der Basis der Tentakeln stehen diese in Reihen gedrängt, aber nur auf der Medianseite oder etwas lateral, was ja verständlich ist, da sich auf der Außenseite die Kelchmembran ausspannt. Weiter distal am Tentakel liegen die Sinneszellen auch lateral und außen, jedoch in größeren Abständen.

Die Sinneszellen (Taf. XII, Fig. 5) sind stets zwischen die Epithelzellen eingeschaltet. Sie sind klein, spindelförmig, mit ovalem bis kugeligem Kern von relativ beträchtlicher Größe, gleichen also auffällig den Ganglienzellen des Centralnervensystems, von denen sie sich nur durch den Besitz einer langen, steifen Endborste unterscheiden, welche an die Stelle des zweiten Nervenfortsatzes der bipolaren Ganglienzellen tritt.

Bis gegen das Tentakelende findet man Sinneszellen. Braem vermutete am Tentakelende selbst ein besonderes Sinnesorgan, weil dort im Tentakel ein kleiner Hohlraum durch eine Querwand vom übrigen Tentakellumen abgetrennt wird und durch einen feinen Spalt mit der Außenwelt in Verbindung steht. Ich muß diese Frage offen lassen, da meine Präparate am Tentakelende nie eine Färbung von Sinneszellen zeigten.

Nur die Fasern des medianen Nervenplexus endigen mit den beschriebenen Sinneszellen. Die proximalen und distalen Nerven treten dagegen allem Anschein nach in Beziehung zu den Muskelzellen der Tentakeln. Bei meinen bis jetzt vergeblichen Bemühungen, motorische Nervenendigungen zu finden, färbten sich oft die Muskelzellen sehr schön mit Methylenblau. Dabei zeigte sich, daß letztere eine ganz charakteristische Form besitzen (Taf. XIII, Fig. 14 u. 15). Von dem in der Mitte liegenden Kern zieht sich die Zelle distalwärts (in bezug auf den einzelnen Tentakel) in einen schmal lappenförmigen Fortsatz aus, während

sich zwei längere, spitz endende Fortsätze nach der Tentakelbasis erstrecken. Dabei ist der distale Fortsatz einer Muskelzelle stets zwischen die beiden proximalen Fortsätze der distal folgenden Zelle eingekeilt. Die Muskulatur erscheint als einfache Fortsetzung der der Lophophorarme, da sie am Tentakelgrunde in letztere übergeht.

Ganz unklar blieb die Funktion der Nervenfasern an der äußeren Tentakelseite. Ich vermute, daß sie sensorisch sind, doch konnte ich vorerst keine Verbindung mit Sinneszellen nachweisen.

Da alle Nerven eines Tentakels aus dem Radialnerven hervorgehen, muß dieser sowohl motorische als sensorische Fasern enthalten. Mit dieser funktionellen Differenzierung ist jedoch eine histologische nicht verbunden.

Alle Fibrillen sind gleich dick und auch sonst in nichts verschieden. Wegen der großen Zahl der im Radialnerven vorhandenen Fibrillen ist es leider nicht möglich, eine einzelne in ihrer ganzen Länge zu verfolgen. Es läßt sich daher nicht sicher entscheiden, ob die Fibrillen völlig getrennt verlaufen, wie man theoretisch fordern müßte, oder ob sie durch Teilung und Anastomosen in Beziehung zueinander treten.

Am Ursprung des Radialnerven ziehen die Neurofibrillen durch die hier gehäuft stehenden bipolaren Ganglienzellen hindurch, um dann in der axialen Fasermasse des Ganglionhorns zu verschwinden (Taf. XIII, Fig. 7 *b*). Man beobachtet aber stets, daß ein Teil der Fibrillen diesem Verhalten nicht folgt, sondern unter Vermeidung der Ganglienzellen entweder gleich in die Axialbündel übergeht (Taf. XIII, Fig. 7 *a*), oder aber das Ganglionhorn durchquert und zu den gegenüberliegenden Radialnerven tritt (Taf. XIII, Fig. 10 *b*, *c*). Andre Fibrillen verlaufen längs dem Seitenrande des Ganglionhorns und stehen in Verbindung mit Fibrillen benachbarter Radialnerven (Taf. XIII, Fig. 10 *d*). So scheint für eine diffuse Ausbreitung jeder Erregung über die ganze Tentakelkrone gesorgt zu sein.

Nicht überall entspricht der Bau der Radialnerven der hier gegebenen Darstellung. Erhebliche Abweichungen kommen vor; sie beziehen sich aber stets nur auf den basalen Teil dieser Nerven, vor allem auf ihr Wurzelsystem. Vom Distalende der Ganglionhörner bis in die Nähe ihres Ursprungs aus dem Ganglion zeigen die Wurzelfasern der Radialnerven das gleiche Verhalten. Sie entspringen in unregelmäßiger Verteilung getrennt voneinander und treten nahe den Seitenrändern des Lophophorarms zur Bildung des Radialnervs zusammen (Taf. XII, Fig. 2 u. 3, Taf. XIII, Fig. 7 u. 10 *Wurz.Rad.N.*). An der Basis der Lophophorarme erscheint das Wurzelsystem der Radialnerven mehr

in die Länge gezogen. Immer deutlicher tritt die Tendenz hervor, die Wurzelfasern in zwei Hauptwurzeln zu vereinigen, die, in einigem Abstande voneinander entspringend, in spitzem Winkel zusammenlaufen, um einen Radialnerv zu bilden (Taf. XII, Fig. 2 u. 3). Ganz am Ursprung der Ganglionhörner tragen letztere seitliche lappenartige Vorsprünge, in welche die zur Versorgung der Radialnerven nötigen Ganglienzellen hineingerückt sind. Diese Vorsprünge bilden die gemeinsame Basis zweier nicht zusammen gehöriger Hauptwurzeln, also stets der distalen Wurzel eines Radialnervs und der proximalen des distal darauf folgenden (Taf. XII, Fig. 2 u. 4).

Am Ganglion selbst erreicht dieser Prozeß seinen Höhepunkt, indem die apicale Fläche des Ganglions lappenartig verbreitert und ausgezogen erscheint. Von den seitlichen Verbreiterungen gehen sekundäre Vorsprünge aus, die dann erst als gemeinsame Wurzelbasis dienen (Taf. XII, Fig. 2 u. 4).

Da zwischen den Vorsprüngen noch Querverbindungen auftreten, und zuweilen auch mehr als zwei Wurzeln zu einem Radialnerven sich vereinigen können, dabei aber alle diese Bildungen im einzelnen großen Variationen unterliegen, so gestalten sich die Verhältnisse recht kompliziert.

C. Nervenringe.

Sowohl der epistomale oder dorsale als auch der orale oder ventrale Nervenring (Taf. XII, Fig. 2) werden von Radialnerven gebildet. Was den epistomalen Ring betrifft, so steht er in enger Beziehung zu der eigentümlichen Bildungsweise der Tentakeln in der Lophophorarmbucht. Da sich dort das Epistom einschiebt, ist die Bildung der Tentakeln, welche stets von der Wand der Lophophorhöhle erfolgt, nur dadurch ermöglicht, daß von der Lophophorhöhle ein Kanal ausgeht, der das Epistom gabelförmig überbrückt. Die Wand dieses von Braem sogenannten Gabelkanales ist es, welche die fraglichen Tentakeln erzeugt.

Die Radialnerven, welche zur Versorgung dieser Tentakeln dienen, können daher nur im Anschluß an diesen Gabelkanal zu ihnen gelangen. In den beiden Innenwinkeln, welche die Ganglionhörner mit dem Ganglion bilden, trägt dessen apicale Fläche einen strangförmigen Auswuchs mit vielen Ganglienzellen (Taf. XII, Fig. 4 *epist.Nerv.Ring*). Die beiden Stränge folgen der Richtung des Gabelkanals, und zwar stellte Braem fest, daß sie sich unter dem Ectoderm des Mundrandes zwischen die inneren Epithelien der Epistomhöhle und des Gabel-

kanals einschieben. Entsprechend der Zahl der von letzterem ausgehenden Tentakeln geben beide Stränge zusammen ohne weitere Wurzelbildung insgesamt fünf (seltener sieben) oder sechs Radialnerven ab. Im ersteren Falle wird der mediane, dorsale Radialnerv von beiden Strängen gemeinschaftlich gebildet; so entsteht ein geschlossener Nervenring, wie er von Saefftigen und Braem bereits vermutet wurde (Taf. XII, Fig. 4). Aber auch im letzteren Falle wird ein geschlossener Ring erzeugt, wenn auch auf andre Weise. Dann stellen nämlich einige wenige, nach Abgabe des dritten Radialnervs auf jeder Seite noch übrig bleibende Fibrillen die Verbindung her (Taf. XII, Fig. 2). Natürlich wird der Ring auf etwas indirektem Wege schon durch die Bildung des sensorischen Nervenplexus im medianen Tentakel geschlossen.

Auf analoge Weise entsteht der orale Nervenring oder sogenannte Schlundring (Taf. XII, Fig. 2 u. 4 *or.Nerv.Ring*). Wie dort das Epistom, so zwingt hier der Schlund die Radialnerven zur Bildung eines Ringes. Der orale Nervenring setzt sich zusammen aus den Wurzeln der Radialnerven, die vom Ganglion aus ventralwärts ziehen müssen, um die den Mund umstellenden Tentakeln zu innervieren. In der Ansicht auf die Oralfläche scheinen die Wurzeln jederseits zu einem kompakten Strang verschmolzen zu sein (Taf. XII, Fig. 2 und 4). Die Seitenansicht (Taf. XII, Fig. 3; Taf. XIII, Fig. 12 *or.Nerv.Ring*) lehrt jedoch, daß hier die Bildung der Radialnerven, abgesehen von der ungemeinen Streckung ihres Wurzelsystems, durchaus nichts Besonderes bietet, sondern völlig dem Bilde entspricht, das schon oben von den Radialnerven an der Basis der Ganglionhörner gegeben wurde. Verfolgt man von diesen aus die sich ventral anschließenden, vom Ganglion selbst ausgehenden Radialnerven, deren Ursprung schon früher erörtert wurde, so sieht man, daß die nächsten noch einfach nach dem Seitenrande ziehen, die übrigen aber oralwärts umbiegen und sich, allerdings nur mit dem Wurzelteil, dem Mundrande anlegen, wo sie zwischen dessen Ectodermlage und der inneren Auskleidung des Ringkanales verlaufen. Da alle ventralwärts ziehenden Wurzeln denselben Weg einschlagen, so wird die Entstehung von Querverbindungen zwischen ihnen begünstigt; doch kommen auch Verschmelzungen vor. Niemals führen letztere aber zur Ausbildung eines einheitlichen Stranges. Die Radialnerven der einzelnen Wurzeln helfen nicht den Nervenring bilden, sondern biegen sofort nach der Oralfläche um. Nach der ventralen Medianlinie zu muß der orale Nervenring demgemäß immer zarter werden, bis schließlich

entweder die letzten Wurzeln beider Seiten zur Bildung eines gemeinschaftlichen, median stehenden Radialnerven zusammentreten (Taf. XII, Fig. 4), oder die letzten Wurzeln jeder Seite für sich einen Nerven bilden (Taf. XII, Fig. 2). Das erstere Verhalten entspricht einer paarigen Bildung der Tentakeln, während das letztere an das Vorhandensein eines unpaaren, median stehenden Tentakels gebunden ist. Es stimmt dies völlig mit den Verhältnissen am epistomalen Nervenring überein. Wie dort, so ist auch hier der Ring in beiden Fällen geschlossen, bei unpaarer Tentakelzahl allerdings nur durch wenige Fibrillen.

Die beiden Nervenringe zeigen somit eine weitgehende Übereinstimmung. Merkwürdig ist, daß gerade der größere orale Ring wegen der geringen Verschmelzung der Radialnervenwurzeln als der primitivere erscheint. Das erleichtert jedoch die Entscheidung der Frage, ob wir diesen Nervenring als Schlundring bezeichnen dürfen, wie das fast alle früheren Autoren taten. Der Bau des ventralen Ringes läßt keinen Zweifel an seiner Zusammensetzung aus typischen Radialnerven; mithin kann er erst mit der Ausbildung der Tentakelkrone entstanden sein. Dadurch wird eine Homologisierung mit dem Schlundring etwa der Anneliden, unmöglich.

Um kurz zusammenzufassen, was bis jetzt über die Nerven der Tentakelkrone dargelegt wurde, kann man sagen: daß zur Versorgung der den Mund und die Lophophorarme umsäumenden Tentakeln vom Ganglion und den Ganglionhörnern die sogenannten Radialnerven ausgehen, welche sich überall in der gleichen, gesetzmäßigen, im einzelnen allerdings variierenden Weise in motorische und sensorische Nerven verzweigen, wobei die vom Ganglion abgehenden Radialnerven zwei Nervenringe bilden, einen epistomalen (dorsalen) und einen oralen (ventralen).

D. Weitere Sinneszellen der Tentakelkrone.

Außer den schon beschriebenen Tentakelsinneszellen kann man in der Tentakelkrone, vor allem um den Schlund, an den Seitenwänden der Lophophorarme und schließlich in der sogenannten Kelchmembran zahlreiche weitere Sinneszellen unterscheiden, deren Innervierung ebenfalls durch Radialnerven geschieht. An der Stelle, wo diese nach der Oralfläche umbiegen, entsenden sie ein Bündel von Fasern, das, in den Lophophorarmen schräg basalwärts im Transversalseptum verlaufend (Taf. XIII, Fig. 12 u. 16, *sens. N. Loph. Arm*), am Schlund über den Ringkanal weg nach außen ziehend (Taf. XIII, Fig. 9), in jedem Falle

zum ectodermalen Epithel der Körperwand gelangt und sich dann in eine Anzahl feiner Nerven teilt.

Viele der letzteren biegen gleich oralwärts um und steigen in der Kelchmembran aufwärts, wo sie, meist nach vorhergehender Verästelung, mit im Ectoderm liegenden Sinneszellen endigen (Taf. XIII, Fig. 9 *Sinn.Z.Klch.Mmbr.*).

Die übrigen Nervenzweige verhalten sich verschieden am Schlund und in den Lophophorarmen. Am Schlund liegt gleich dort, wo das Nervenbündel die äußere Körperwand erreicht, eine Gruppe von drei bis sechs Sinneszellen, an welche der Rest der Fasern herantritt (Taf. XIII, Fig. 9 *Sinn.Z.MundR.*).

In den Lophophorarmen rücken diese Sinneszellen weiter auseinander. Nur am Ursprung der Arme liegt da, wo das Nervenbündel sich aufsplittert, noch eine einzelne Sinneszelle, distalwärts dagegen keine mehr, indem dort sämtliche Fasern erst ein Stück in der Seitenwand des Armes verlaufen, ehe sie mit Sinneszellen enden. Letztere sind daher in der Seitenwand der Lophophorarme ganz diffus zerstreut (Taf. XIII, Fig. 16 *lat. Sinn.Z.Loph.Arm*).

Während am Mundrand von den Sinneszellen nur ein Reizleitungsweg, nämlich der zum jeweiligen Radialnerv, auszugehen scheint, ist hier durch ein System feinster Verbindungsfasern zwischen den Fortsätzen aller Sinneszellen (Taf. XIII, Fig. 16 *Verb.Fas.*) für eine diffuse Ausbreitung der Erregung gesorgt. Möglicherweise fehlen solche verbindenden Nervenfasern jedoch auch am Mund nicht. Ob in der Lophophorbucht ebenfalls Sinneszellen vorhanden sind, die dann mit den Radialnerven des epistomalen Nervenrings zusammenhängen, konnte ich nicht beobachten.

Wenn die Anordnung der Sinneszellen auch keinerlei strenge Gesetzmäßigkeiten erkennen läßt, so kann man im Verlauf der zugehörigen Nervenfasern doch gewisse Hauptrichtungen unterscheiden. Vor allem fällt auf, daß die feinen Nerven, welche nach Aufteilung des vom Radialnerven kommenden Bündels unter dem Ectoderm der Seitenwand hinziehen, im großen und ganzen nach dem distalen Ende der Lophophorarme gerichtet sind. Dadurch wird ermöglicht, daß einzelne besonders lange Fasern, welche nicht mit Sinneszellen enden, die Verbindung mit den vom distal folgenden Radialnerven kommenden Fasern herstellen. So entsteht in der Seitenwand der Arme ein parallel mit den Ganglionhörnern, aber sehr unregelmäßig verlaufender zarter, plexusartiger Nervenstrang (Taf. XIII, Fig. 12).

Die Sinneszellen der Kelchmembran, des Mundrandes und der

Lophophorarme besitzen einen mit den Tentakelsinneszellen fast völlig übereinstimmenden Bau. Nur in der Zahl und der Dicke der distalen Sinneshaare scheinen Unterschiede vorzukommen. Doch konnte ich mir darüber kein endgültiges Urteil bilden.

E. Innervierung des Epistoms.

Einfacher als die komplizierte Innervierung der Tentakelkrone gestaltet sich die der übrigen Körperteile, also vor allem des Epistoms, der Tentakelscheide, der Koloniewand und des Darms.

Im Anschluß an die Tentakelkrone betrachten wir zunächst die Innervierung des Epistoms (Taf. XIII, Fig. 11). Schon die älteren Autoren vermuteten im Epistom den Sitz besonderer Sinnesfunktionen. Es zeigt sich nun in der Tat, daß von der apicalen Fläche des Ganglions, vor allem vom ventralen Rande eine Anzahl feiner Nervenfasern ins Epistom eintritt und sich in der ganzen Fläche seiner ventralen Wand unter dem Ectoderm ausbreitet. Die einzelnen Fasern enden mit Sinneszellen, welche sich zwischen die ectodermalen Epithelzellen einschieben. Diese Sinneszellen (Taf. XIII, Fig. 11 *Sinn. Z. Epist.*) scheinen schlanker zu sein als die der Tentakelkrone, lassen aber sonst keine Unterschiede wahrnehmen. Distal tragen sie ein einzelnes Sinneshaar.

Die Innervierung der Epistommuskeln habe ich nicht beobachtet.

F. Innervierung der Tentakelscheide.

Die Nerven der Tentakelscheide sind, wenn wir von dem später zu betrachtenden Ganglienzellnetz absehen, alle auf zwei Paar mächtige Faserbündel zurückzuführen, die von der aboralen Fläche des Ganglions entspringen (Taf. XII, Fig. 1—4; Taf. XIII. Fig. 11, 12; Taf. XIV, Fig. 26 *dors.* u. *ventr. N. Tent. Sch.*). Von den beiden Seitenrändern der aboralen Fläche des Ganglions zieht je ein Nerv nach der dorsalen und der ventralen Körperregion. In der Wand des Ganglions ist durch entsprechend gerichtete Faserbündel nicht nur der dorsale Nerv jeder Seite mit dem entsprechenden ventralen verbunden, sondern durch quere Fasercommissuren wird auch eine breite Verbindung der beiden Nerven der einen Seite mit denen der andern Seite hergestellt (Taf. XII, Fig. 4). Alle diese Fasern verlaufen ganz oberflächlich in der Wand der Ganglionblase.

Verfolgen wir zuerst die beiden ventralen Nerven (*ventr. N. Tent. Sch.*). Sie ziehen zwischen den Wänden des Dissepiments, das den Ringkanal nach der Aboralseite abschließt, ventralwärts, gelangen aber, ehe sie

die Ventralseite ganz erreichen, an die Körperwand und biegen dann aboralwärts um. Schon vorher spalten sie sich in zwei Äste, so daß unter dem ectodermalen Epithel der Tentakelscheide jederseits zwei Hauptstämme verlaufen. Aber auch diese gabeln sich sofort wieder und geben eine Anzahl feinerer Seitenzweige ab, welche die einzelnen Längsnerven untereinander verbinden oder dem Grunde der Tentakelscheide zustreben. — Ganz entsprechend verhalten sich die beiden dorsalen Nerven (Taf. XIII, Fig. 8). Sie verlaufen zunächst im dorsalen Teil des Dissepiments, erreichen dann noch lateral die Körperwand, gabeln sich wiederholt und geben Seitennerven ab ganz wie die Ventralnerven. Die Seitenzweige verbinden nicht nur die dorsalen Längsstämme untereinander, sondern auch mit den ventralen und erzeugen so einen weitmaschigen Plexus.

In der aboralen Hälfte der Tentakelscheide splittern sich die zunächst recht ansehnlichen ventralen wie dorsalen Längsstränge völlig auf. Keine einzige der Fasern konnte ich über die Tentakelscheide hinaus verfolgen.

Sowohl in den Verlauf der ventralen als der dorsalen Tentakelscheidenerven sind stets einige Ganglienzellen eingeschaltet (Taf. XII, Fig. 1 *G.Z.Tent.Sch.Nrv.*), die sich durch ihre Größe von denen des Centralnervensystems unterscheiden, dagegen denen des gleich zu besprechenden Ganglienzellnetzes recht ähnlich sehen. In Fig. 23, Taf. XIV, ist eine dieser Ganglienzellen gesondert dargestellt. Auffällig sind ihre breiten, viele Fibrillen enthaltenden Fortsätze, mit denen sie sich in den Verlauf der Nerven einschieben. Wie sich die Fibrillen im Protoplasma der Zelle verhalten, konnte ich nicht sicher erkennen.

Diese Ganglienzellen der Tentakelscheidenerven finden sich nur in der Nähe des Ursprungs dieser Nerven, nie jedoch im Dissepiment, sondern stets in der Wand der Tentakelscheide. Sie liegen wie die Nerven selbst unmittelbar unter dem ectodermalen Epithel. Man könnte geneigt sein, sie für die Erzeuger der Tentakelscheidenerven zu halten.

Der Verlauf der Nerven in der Tentakelscheide ist bei den einzelnen Individuen nicht konstant, sondern zeigt erhebliche Variationen. Schon im Dissepiment kommen kleine Abweichungen vor. Auch der Ursprung aus dem Ganglion ist nie ganz der gleiche; recht oft entspringen die Nerven mit gegabelter Wurzel.

Sowohl die ventralen als die dorsalen Nerven sind in ihrem Ursprungsteil breit, aber bandartig dünn, so daß sie im Querschnitt kaum

hervortreten. Weiter distal werden sie immer schmaler und zarter und führen in den Endverzweigungen und den feineren Seitennerven schließlich oft nur eine einzige Fibrille. In den Hauptlängsstämmen lassen sich dagegen, besonders im Anfangsteil, stets zahlreiche Fibrillen unterscheiden.

Unter den querverlaufenden Seitennerven treten vor allem diejenigen hervor, welche zur Innervierung eines Teiles der Retractoren der Tentakelscheide dienen. Im Dissepiment und mehr noch im vordersten Teil der Tentakelscheide verbinden diese Seitennerven die dorsalen mit den ventralen Hauptstämmen. Dort wo die Muskelfasern am Dissepiment und an der Tentakelscheide inserieren, breiten sich die Nerven plexusartig aus. Zarte Nervenfäserchen, die an die Muskeln herantreten, begleiten diese vielleicht, wahrscheinlich erfolgt die Innervierung aber schon an der Ansatzstelle der Retractoren (Taf. XII, Fig. 1 und Taf. XIII, Fig. 12 *Plex.Retr.*).

Alle Nerven der Tentakelscheide, welche auf die dorsalen und ventralen Hauptstämme zurückzuführen sind, liegen wie diese außerhalb der gut ausgebildeten Ringmuskellage, also unmittelbar unter dem Ectoderm. Innerhalb von der Muskellage verbreitet sich nun das schon mehrfach erwähnte Ganglienzellnetz (Taf. XIII, Fig. 13), welches durch nach außen ziehende und die Muskellage durchquerende Fortsätze mit den äußeren Nerven verbunden ist (Taf. XIV, Fig. 17).

Die Zellen dieses Netzes sind beträchtlich größer als die des Centralnervensystems. Äußerst selten besitzen sie nur zwei Fortsätze, meist drei bis fünf. Alle Fortsätze zeigen ein gleiches Verhalten. Sie werden bald nach Verlassen der Ganglienzelle sehr dünn und erreichen oft deren 20fache Länge (Taf. XIV, Fig. 18). Derartig riesige Fortsätze ziehen an der Tentakelscheide nur längs; die quergerichteten sind stets kürzer. Die meisten Fortsätze verbinden die Ganglienzellen untereinander. Es kann nicht der geringste Zweifel bestehen, daß es sich dabei nicht nur um Kontakt handelt. Der Fortsatz der einen Zelle geht ohne weiteres in den der benachbarten über. Daher ist es ganz unmöglich, festzustellen, wo der Fortsatz der einen Ganglienzelle aufhört und der der nächsten anfängt (Taf. XIII, Fig. 13 *a*, *b*, *c*).

Die Ganglienzellen sind relativ plasmareich. Der ovale bis längliche, selten nierenförmige Kern zeigt wabige Struktur. Dem Protoplasma sind fast stets mit Methylenblau sich stark färbende Schollen eingelagert. Vor allem liegen diese an der Basis der Fortsätze. Oft schien es mir, als umgebe den Kern ein Fibrillengitter, und dann lagen

die Schollen an den Kreuzungsstellen der Fibrillen. Doch gelang es mir nie, durch Methylenblaufärbung, welche dafür allerdings nicht so geeignet zu sein scheint wie andre Nervenfärbungsmethoden, derartige Gitter ganz deutlich darzustellen, weshalb ich ihre Existenz nur vermuten kann. Die vorhandenen Unterschiede im färberischen Verhalten verbieten, die Schollen als tigroide aufzufassen.

In den Fortsätzen sind Fibrillen nicht unterscheidbar. Allerdings übertrifft ihr Durchmesser auch nicht viel den einer einzelnen Fibrille. Man wird aber trotz des Fehlens deutlicher Fibrillen an der nervösen Natur der Zellen nicht zweifeln können. Wenn schon die oft kolossale Länge der Fortsätze (Taf. XIV, Fig. 18) für Bindegewebszellen merkwürdig wäre, so sind es jedoch besonders zwei Gründe, die mich bestimmen, an der nervösen Natur der Zellen festzuhalten: einmal die zahlreichen Anastomosen mit echten, fibrillenführenden Nerven und dann der Umstand, daß, wie später zu erörtern sein wird, an der Koloniewand, welcher eigentliche Nerven ganz fehlen, nur die Fortsätze dieser Zellen für die Reizleitung in Anspruch genommen werden können. Ob die Fortsätze dabei lediglich protoplasmatische Verbindungen darstellen, wie es in der Tat der Fall zu sein scheint, oder ob schon Fibrillen in ihnen differenziert sind, scheint gleichgültig, denn dadurch dürften doch wohl nur quantitative Unterschiede in der Reizleitungsfähigkeit bedingt sein.

Die geschilderten Ganglienzellen stehen bei jungen und alten Individuen gleich dicht. Schon daraus ergibt sich die Notwendigkeit einer Vermehrung der Zellen. Daß diese durch Teilung der vorhandenen Zellen erfolgen muß, scheint selbstverständlich. Ich konnte nun zwar die Teilung selbst nicht beobachten, aber Stadien wie in Fig. 19—22, Taf. XIV, die bei der Fixierung zufällig festgehalten wurden, bestätigen wohl zur Genüge meine Vermutung. An späterer Stelle werde ich darauf noch zurückkommen müssen.

Da an der Tentakelscheide nur wenige, ungenügend beobachtete Sinneszellen vorhanden sind, liegt es nahe, sowohl für ihr Ganglienzellnetz als auch für die Nervenstränge motorische Funktion anzunehnehmen.

Um das zu entscheiden, versuchte ich, auch die Muskelzellen der Tentakelscheide mit Methylenblau darzustellen, und gelangte dabei zu recht merkwürdigen Resultaten.

Nach Nitsches Angaben, denen sich Kraepelin und Braem anschließen, besteht die Muskulatur der Tentakelscheide nur aus einer schwach ausgebildeten Längsfaserlage. An meinen Präpara-

ten zeigte sich dagegen, daß in der Hauptsache eine Ringmuskelschicht entwickelt ist. Die Zahl der längsgerichteten Muskelfasern ist verschwindend gering. Die einzelnen Muskelzellen sind bandförmig und besitzen in der Mitte den ovalen Kern, welcher stets aus der die contractilen Fibrillen enthaltenden Lage herausgerückt erscheint und der Zelle oft seitlich anliegt. Die Fibrillen sind zum Unterschied von denen der Nerven nur als Punktreihen erkennbar (Taf. XIV, Fig. 25).

Während des individuellen Wachstums wird die Zahl der Muskelzellen durch Teilung andauernd vermehrt. Die neugebildeten Zellen behalten meist die quere Richtung bei, zuweilen jedoch stellen sie sich mehr oder weniger schräg. Nur ganz selten gehen sie in die Längslage über, vielleicht ausschließlich dann, wenn schon der eine Fortsatz der Mutterzelle zu dieser eine Winkelstellung eingenommen hat.

Während diese Verhältnisse sich schon an gewöhnlichen gefärbten Präparaten erkennen lassen, zeigt sich bei der Lebendfärbung mit Methylenblau, daß die einzelnen Muskelzellen durch zarte Protoplasmabrücken verbunden sind (Taf. XIV, Fig. 25 *Plasmodesm.*).

Unmittelbar nach vollzogener Teilung, also wenn die Muskelzellen noch eng nebeneinander liegen, sind ihre Verbindungen breit und kräftig. Je weiter die Zellen auseinander rücken, um so feiner erscheinen die Fortsätze, und um so mehr verästeln sie sich.

Es liegt auf der Hand, daß durch diese feinfädigen Plasmodesmen der Muskelzellen das Auffinden motorischer Nervenendigungen ungemein erschwert wird. Ich glaube aber doch feststellen zu können, daß die Innervierung der Tentakelscheidemuskulatur sowohl durch die außen darüber wegziehenden Nerven als durch das nach innen sich anschließende Ganglienzellnetz erfolgt. Die Endigungen selbst zu beobachten, gelingt deshalb nur selten, weil die Nervenfasern und Ganglienzellfortsätze nach innen, bzw. außen biegen müssen, um an die Muskelfasern herantreten zu können. Um jede Täuschung auszuschließen, hat man auch noch in Betracht zu ziehen, daß die vermeintliche Endigung noch gar nicht das letzte Ende der Faser darzustellen braucht, sondern durch unvollständige Färbung vorgetäuscht sein kann.

Es ist aber bei gründlicher Beobachtung nicht unmöglich, Irrtümer zu vermeiden. Man erkennt bald, daß da, wo eine wirkliche Endigung vorliegt, in die Muskelzelle fast regelmäßig mit Methylenblau dunkel gefärbte Schollen eingelagert sind, und daß die zutretende Nervenfaser sich etwas verbreitert. Ihr distales Ende erscheint dann als ein Fortsatz der Muskelzelle und ist von deren Plasmodesmen nicht zu

unterscheiden, wenn man nicht den ganzen Verlauf bis zur Ganglienzelle oder einem der äußeren Nerven verfolgen kann (Taf. XIV, Fig. 25 *a*, *b*, *c*).

Als besondere Eigentümlichkeit möchte ich hervorheben, daß nicht nur ein und derselbe Nervenfortsatz eine Reihe von Muskelzellen versorgen, sondern umgekehrt auch jede Muskelzelle mit verschiedenen Nerven sich verbinden kann.

Ich werde später auf diese Verhältnisse zurückkommen müssen, da sie wichtige theoretische Folgerungen zulassen.

G. Das koloniale Nervensystem.

Wie aus dem historischen Überblick hervorgeht, haben schon etliche Forscher aus theoretischen Gründen die Möglichkeit eines kolonialen Nervensystems gerade bei *Cristatella* erwogen. Sie sind aber alle zu einem ablehnenden Urteil gelangt, wie ja auch die Fritz Müllersche Entdeckung eines Kolonialnervensystems bei marinen Bryozoen sich sehr bald als irrig herausstellte.

Am schärfsten verneint Kraepelin das Vorhandensein eines kolonialen Nervensystems bei *Cristatella*. Die Tatsache, auf welche er sich stützt, nämlich das Fehlen von Tentakelscheidenerven, im Anschluß an welche er die der Koloniewand sich nur denken konnte, ist jedoch nun widerlegt. Auch spricht rein theoretisch alles dafür, daß das mächtig entwickelte Muskelsystem der Koloniewand, welches die kriechende Bewegung vermittelt, innerviert sein muß.

Da die zwischen Ectoderm- und Ringmuskellage verlaufenden Nerven der Tentakelscheide sich schon auf letzterer vollständig aufsplittern, ist es wenig wahrscheinlich, daß sie sich auf die Koloniewand fortsetzen. Ich habe denn auch niemals unmittelbar unter dem Ectoderm der Koloniewand Nerven beobachtet. Dagegen ließ sich bei der Methylenblaufärbung sehr schön zeigen, daß sich das in der Tentakelscheide beobachtete Ganglienzellnetz auch in der Koloniewand verbreitet (Taf. XII, Fig. 1).

Die Ganglienzellen der Koloniewand entsprechen nach Bau und Verteilung vollkommen denen der Tentakelscheide. Auch gehen am Grunde der Scheide die Fortsätze dieser Zellen ohne weiteres ineinander über.

Das Ganglienzellnetz erstreckt sich über alle Teile der Koloniewand und zeigt nirgends besondere Eigentümlichkeiten, auch nicht in der Sohle, wo es sich allerdings nur selten und unvollkommen färbt,

weil die vacuolisierte, dicke Ectodermschicht und eine mächtige Muskellage das Eindringen des Farbstoffes erschweren.

Da Sinneszellen der Koloniewand ganz fehlen, so kann die Funktion des Ganglienzellnetzes lediglich eine motorische sein.

Die Muskelzellen, die sich durch ihre bedeutende Größe, den oft strahligen Bau, vor allem aber durch ihre Zahl und ihre Anordnung in Längs- und Querfaserschicht von denen der Tentakelscheide unterscheiden, sind wie die letzteren durch Plasmodesmen verbunden und lassen deshalb nur selten die motorische Innervierung erkennen, bezüglich deren sie sich auch wie jene verhalten.

H. Das sympathische Nervensystem.

Die Methylenblaufärbung zeigt, daß der ganze Darm in relativ einfacher Weise versorgt wird. Von der aboralen Fläche des Ganglions tritt eine große Zahl recht feiner Nerven aus, welche dorsal und dorsolateral am Oesophagus herabziehen. Viele Fasern biegen jedoch zunächst nach der Ventralseite und scheinen mit dem oralen Nervenring zu anastomosieren. Auch Beziehungen zu den ventralen Tentakelscheidenerven sind nicht von der Hand zu weisen, wenn auch die allermeisten Fasern deutlich darunter wegziehen. Schließlich begleiten aber diese Nerven lateral und ventral ebenfalls den Vorderdarm (Taf. XIV, Fig. 26, *oesoph.Plex.*).

Durch abwechselndes Zusammenlegen und Wiedertrennung der Nerven entsteht ein weitmaschiges Netz. Einzelne Plexusnerven sind noch am Cardiateil des Magens deutlich zu unterscheiden. Am Übergange vom Oesophagus zum Magen verengern sich die Maschen des Nervennetzes, so daß eine Art Nervenring gebildet wird.

Weiterhin gehen die Fasern des Plexus in ein Ganglienzellnetz über, das alle Teile des Darmes überzieht. Am Oesophagus schalten sich die Ganglienzellen in die Maschen des Nervennetzes ein. Auf dem Pylorusabschnitt des Magens ist das Ganglienzellnetz ebenso ausgeprägt wie auf dem Cardiateil. Am äußersten Grunde des Blindsacks konnte ich es nicht darstellen. Zweifellos ist es aber auch hier entwickelt, nur verhindert die hier kolossal ausgebildete Ringmuskulatur des Darmes ein Ausfärben des darunter liegenden Ganglienzellnetzes.

Auf dem Rectum läßt sich das Ganglienzellnetz besonders schön und vollständig darstellen. Am After kommt es gleichfalls zur Bildung eines Nervenringes, und die Ganglienzellfortsätze stehen hier in Verbindung mit Fasern der dorsalen Tentakelscheidenerven (Taf. XIV, Fig. 26 *c*).

Die Funktion dieses sympathischen Nervensystems scheint rein motorisch zu sein. Für den histologischen Bau der Muskellage, die hier nur aus Ringfasern besteht, und die Art der motorischen Endigungen gilt wieder genau das, was weiter oben für die Tentakelscheide ausgeführt wurde.

Die aus dem Ganglion entspringenden Darmnerven und das Ganglienzellnetz sind nicht durch die Ringmuskelschicht getrennt, sondern liegen beide unmittelbar dem Epithel des Darmes auf. Außer der Darmmuskulatur wird von den Darmnerven auch ein Teil der Retractoren versorgt, und zwar scheint es, daß ausschließlich Plexusfasern an diese Muskeln herantreten. Vielleicht lassen sich erstere nur aus diesem Grunde nicht über die letzten Cardiaflexoren hinaus auf dem Darme verfolgen.

V. Theoretisches.

In den vorhergehenden Abschnitten habe ich an einigen Stellen schon gewisse Eigentümlichkeiten im morphologischen Bilde hervorgehoben, auf deren theoretische Deutung ich jetzt näher eingehen möchte.

Es handelt sich vor allem um die Zellen der peripheren Ganglienzellnetze. Sie unterscheiden sich, wie schon gezeigt wurde, durch ihre Größe, die Vielzahl ihrer Fortsätze und den im Verhältnis zum Plasma kleineren Kern beträchtlich von denen des Centralnervensystems.

Auch schon die Lage der Ganglienzellnetze ist merkwürdig. Während die vom Ganglion stammenden Nerven stets unmittelbar unter dem ectodermalen Epithel verlaufen, sind die Ganglienzellnetze von diesem vollständig unabhängig. Dagegen erweisen sie sich in eigentümlicher Weise abhängig von der Muskulatur. Sowohl am Darm als an der Tentakelscheide werden sie durch die Ringmuskellage von außen umschlossen. — Es fragt sich, ob die Beziehungen zwischen beiden Geweben nicht noch intimere sind. Ihrer Entstehung nach müssen wir die zartfädigen Verbindungen zwischen den Muskelzellen als Plasmodesmen auffassen. Genau dasselbe gilt aber für die Fortsätze der Ganglienzellen; denn auch diese entstehen wahrscheinlich nur dadurch, daß sich nach vollzogener Teilung (Taf. XIV, Fig. 19—22) die auseinanderrückenden Zellen nicht vollständig trennen, sondern durch zarte Protoplasmastränge verbunden bleiben.

Ganz entsprechende Fortsätze wie diejenigen, durch welche die Muskelzellen und ebenso die Ganglienzellen untereinander anastomosieren, stellen die Verbindung zwischen Ganglien- und Muskelzellen,

d. h. also die motorische Innervierung her. Je nach Betrachtung ihrer Enden, kann man sie für Fortsätze der einen oder der andern halten. Meist innerviert ein Fortsatz mehrere Muskelzellen, oft schickt jedoch auch jede Muskelzelle Fortsätze zu verschiedenen Ganglienzellen, so daß das Gesamtbild etwas kompliziert wird. Nichts spricht für einen bloßen Kontakt oder eine sekundäre Verschmelzung von Ganglienzellfortsätzen mit Muskelzellen, vieles dagegen für die Plasmodesmennatur auch dieser Verbindungen. Ganglien- und Muskelzellen wären somit embryonal auf gemeinsame Mutterzellen zurückzuführen.

Es ist zweifellos von Interesse, daß ich gelegentlich an schon entwickelten, wenn auch jungen Tieren einiges beobachten konnte, das sich für diese Auffassung verwerten läßt.

Ich fand nämlich hier und da Ganglienzellen, die schon deutlich entwickelte Fortsätze besaßen, aber noch durch breite, lappenartige äußerst dünne Protoplasmastränge mit Muskelzellen anastomosierten (Taf. XIV, Fig. 24 *a*, *b*, *c*).

Diesen Dingen habe ich leider erst Beachtung geschenkt, als sich kein lebendes Material mehr beschaffen ließ, war also nicht imstande, mir ein abschließendes Urteil zu bilden. Vorläufig sind daher meine Schlüsse, so berechtigt sie mir scheinen, noch einigermaßen hypothetisch. Ein strikter Beweis wird nur durch embryologische Untersuchungen zu führen sein. Sollten diese gelingen, was noch keineswegs ausgemacht ist, so wäre damit erwiesen, daß das Nervensystem dieser Tiere nicht einheitlichen Ursprungs ist; denn das Ganglion mit den ausstrahlenden Nerven ist ectodermaler, die Ganglienzellnetze dagegen wären mesodermaler Herkunft. Verbindungen zwischen beiden Teilen des Nervensystems sind aber, wie früher schon erwähnt, vorhanden (Taf. XIV, Fig. 17) und diese würden dann wohl als sekundär zu bezeichnen sein.

Für das Verständnis der Funktion des Gesamtnervensystems ergeben sich erhebliche Schwierigkeiten aus der Tatsache, daß man nirgendwo abgegrenzte Neuronen erkennen kann. Vollständig ausgefärbte Methylenblaupräparate erlauben keinen Zweifel an der Kontinuität aller Ganglienzellfortsätze sowohl im Centrum wie peripher.

Ohne behaupten zu wollen, daß man bei genauerer Forschung für alle Tiere zu einem entsprechenden Resultat kommen muß, insbesondere ohne an den glänzenden Ergebnissen der Neuronenforschung bei Wirbeltieren rütteln zu wollen, kann man doch nicht verkennen, daß ebenso wie schon zahlreiche Befunde Apathys und Bethes, so

auch die vorliegenden mit den Anforderungen der Neuronenlehre unvereinbar sind und deren Allgemeingültigkeit mithin in Zweifel stellen.

Zwar wird behauptet, daß diese Theorie die physiologischen Erscheinungen im Nervensystem bis zu einem gewissen Grade verständlich mache. Das kann aber natürlich kein Grund sein, das morphologische Bild für falsch zu erklären, nur um die Theorie zu retten.

Da auch bei ganz diffuser Leitung, d. h. bei Kontinuität aller Ganglienzellfortsätze, ein specifischer Effekt durch Unterschiede in der Reizschwelle ermöglicht sein kann, indem nämlich die reizbaren Muskelfasern in den verschiedenen Körperbezirken erst bei ganz bestimmter und für die einzelnen verschiedener Reizstärke reagieren, fragt es sich auch, ob die nervösen Verrichtungen der *Cristatella* überhaupt so kompliziert sind, daß man sie nicht dadurch allein schon zu erklären vermöchte.

VI. Vergleichend-anatomische Bemerkungen.

Mit Rücksicht auf die große Bedeutung, welche dem Nervensystem bei der Beurteilung der Stammesverwandtschaft der Tiere stets eingeräumt werden muß, wäre es angebracht, auf Grund der jetzt erreichten Kenntnis des Nervensystems der phylactolämen Bryozoen einen Vergleich mit den übrigen Vertretern der Oligomeren zu versuchen. Dem steht jedoch das Hindernis im Wege, daß unser Wissen über das Nervensystem dieser Tiere noch am wenigsten als abgeschlossen gelten kann.

Vor allem gilt dies für die gymnolämen Bryozoen, deren peripheres Nervensystem fast ganz unbekannt ist. Das Ganglion stimmt zwar nach Entstehung, Lage, Gestalt und Struktur, soweit letztere erforscht, mit dem der phylactolämen überein. Ein geschlossener Schlundring wurde von Kraepelin für *Palludicella* beschrieben. Calvet (1900) behauptet jedoch für andre Formen, daß die den Schlund umfassenden Nerven die Medianlinie nicht erreichen. Trotz dieser Unsicherheit besteht wohl kein Zweifel, daß der sogenannte Schlundring der Gymnolämen dem oralen Nervenring der *Cristatella* homolog sein muß. Kraepelin möchte ihn mit den Ganglionhörnern der Phylactolämen vergleichen, doch scheint mir dies völlig unbegründet.

Während die nahe Verwandtschaft von Gymnolämen und Phylactolämen nur selten angefochten wurde, hat man schon lange versucht, die Entoprokten von den Ectoprocten zu trennen.

Das Ganglion der Entoprocten muß nach der auf ontogenetischen Untersuchungen basierenden Auffassung von Barrois (1886) und

Harmer (1887) als Unterschlundganglion bezeichnet werden. An der Entoproctenlarve stellt die kurze Mund-Afterlinie die Ventrallinie dar. Bei der Metamorphose bleibt der Larvendarm erhalten und vollführt eine höchst eigentümliche Umrollung um die Querachse, so daß auch am erwachsenen Tier die kurze Mund-Afterlinie ventral bleibt. Das dort zwischen Mund und After entstehende Ganglion ist demnach subösophageal.

Das Ganglion der *Cristatella* habe ich ohne weiteres als Oberschlundganglion aufgefaßt. Ob das richtig ist, müßte die Ontogenie lehren. Die versagt aber völlig, da die Larve über das rudimentäre Stadium einer Cöloblastula nicht hinauskommt, an deren Wand das Primärzoöcium bereits nach dem Schema der Knospenbildung entsteht. Auch bei den Gymnolämen läßt uns die Entwicklungsgeschichte im Stich, weil bei der Metamorphose der zum Teil gut ausgebildeten freischwimmenden Larven stets Histolyse des Larvendarms eintritt.

Man kann also bei keiner ectoprocten Bryozoe entscheiden, ob das Ganglion supra- oder subösophageal liegt.

Die große Übereinstimmung der Larven der Ecto- und Entoprocten könnte dazu verführen, für die Ectoprocten dieselbe Orientierung anzunehmen wie für die Entoprocten. Das stößt jedoch auf unüberwindliche Schwierigkeiten wegen der nicht gut wegzuleugnenden engen Beziehungen zwischen phylactolämen Bryozoen und Phoroniden, bei welch letzteren sich das Ganglion einwandfrei als Oberschlundganglion erwiesen hat. Es wäre schwer verständlich, wenn bei diesen nahe verwandten Gruppen das Ganglion einmal ventral, das andre Mal dorsal vom Vorderdarm liegen würde, um so mehr, als man dasselbe ja auch für das Epistom annehmen müßte. Letzteres ist deshalb schon nicht möglich, weil überall, wo bei den Oligomeren eine dem Epistom entsprechende Bildung sich nachweisen läßt (Phoroniden, Pterobranchier, Enteropneusten und Brachiopoden), diese, entsprechend ihrer wahrscheinlichen morphologischen Bedeutung als Prostomium, dorsal vom Munde liegt.

Fassen wir aber das Ganglion der Phylactolämen als supraösophageal auf, so fällt jede Vergleichsmöglichkeit mit dem der Entoprocten weg.

Das Nervensystem der Phoroniden ist noch ungenügend bekannt. Seine völlig epitheliale Lagerung läßt es erheblich primitiver erscheinen als das der Bryozoen. Das Ganglion bildet lediglich eine Verdickung des ectodermalen Epithels. Wie die Bryozoen besitzt auch *Phoronis* einen oralen Nervenring. Abgesehen davon wurde nur noch ein in

der Regel asymmetrischer Längsnerv beschrieben, der meist auf der linken Seite im Körperwandepithel nach hinten zieht. Ihn mit einem der Tentakelscheidenerven der *Cristatella* zu vergleichen, erscheint schon wegen der Asymmetrie, vor allem aber deshalb unmöglich, weil dieser Nerv nach Caldwells allerdings nicht unbestrittenen Angaben zum Typus der Neurochorde gehören soll.

Besser bekannt als das Nervensystem der Phoroniden ist das der Pterobranchier und Enteropneusten. Wie die ectoprocten Bryozoen und Phoroniden besitzen diese Tiere ein dorsales Ganglion im ersten Segment, als welches wir das Halscölom der Pterobranchier, die Kragenhöhle der Enteropneusten, sowie die Lophophorhöhle der Bryozoen und Phoroniden ansehen müssen, wenn wir Kopfschild, Eichel und Epistom als Prostomium auffassen. Das Ganglion wie das gesamte periphere Nervensystem der Pterobranchier liegt epithelial. Bei Enteropneusten ist wenigstens das Ganglion, welches man hier als Kragenmark bezeichnet, vom Epithel abgelöst und ins Kragencölom eingesenkt. Wahrscheinlich entsteht es durch Invagination, wofür die oft ausgeprägte Hirnhöhle spricht. Der Wert dieser Übereinstimmung mit den Bryozoen wird aber herabgedrückt durch die bei den Enteropneusten ausgebildeten Neurochorde, welche den Bryozoen stets fehlen.

Den dorsalen und ventralen Tentakelscheidenerven der *Cristatella* entsprechende Nerven besitzen sowohl die Pterobranchier als auch die Enteropneusten. Bei beiden ist aber der dorsale Nerv unpaar. Bei Pterobranchiern läßt sich neben diesem nach hinten ziehenden Dorsalnerven ein vorderer unterscheiden, der in den Kopfschild zieht. Im Gegensatz zu den Epistomnerven der *Cristatella* verläuft der vordere Dorsalnerv der Pterobranchier in der dorsalen Wand des Kopfschildes.

Die beiden ventralen Nerven unterscheiden sich von denen der *Cristatella* dadurch, daß sie nicht lateral basalwärts ziehen, sondern den Schlund umfassend, sich in der oralen Medianlinie vereinigen und einen medianen Ventralnerven nach hinten, d. h. basalwärts schicken. Pterobranchier und Enteropneusten besitzen also einen echten Schlundring.

Eine dem oralen Nervenring der *Cristatella* entsprechende Bildung fehlt, weil bei diesen Tieren die den Mund umsäumende Tentakelreihe nicht vorhanden ist. Man kann wohl annehmen, daß dieser Tentakelkranz und damit auch der orale Nervenring von den Bryozoen sekundär erworben wurde, und daß anderseits der bei Formen mit ursprünglicherem Nervensystem (Pterobranchier, Enteropneusten) noch ent-

wickelte Schlundring sekundär, vielleicht im Anschluß an die Ausbildung der Invaginationsfähigkeit des vorderen Körperendes, bei den Bryozoen verloren ging.

Statt der Ganglionhörner der *Cristatella* besitzt jeder Lophophorarm der Pterobranchier drei Nerven, von denen zwei ventrale die Tentakelnerven liefern sollen.

Nerven- und Ganglienzellnetze sind sowohl bei Pterobranchiern als bei Enteropneusten vorhanden. Besonders reich sind sie bei letzteren entwickelt. Auch die Ganglienzellnetze sollen stets unmittelbar subepithelial liegen.

Noch weiter als diese Tiere entfernen sich die Brachiopoden von den Bryozoen. Das ganze Nervensystem der Brachiopoden liegt epithelial. Das Cerebralganglion stimmt insofern wenigstens mit dem von *Cristatella* überein, als auch hier das Ganglion selbst sich in die Arme hineinerstreckt und als sogenannter Hauptarmnerv, entsprechend den Ganglionhörnern von *Cristatella*, Tentakelnerven abgibt. Durch einen Schlundring verbindet sich das obere Ganglion mit dem viel stärker entwickelten Unterschlundganglion, von dem neben Mantel- und Muskelnerven die Nebenarmnerven abgehen. Insgesamt wird jeder Arm also wie bei Pterobranchiern von drei Nerven durchzogen, die aber hier von beiden Ganglien stammen. Doch ist es vorläufig noch keineswegs sicher, ob man die Armnerven der Brachiopoden so ohne weiteres mit denen der Pterobranchier und Bryozoen vergleichen darf, da die Homologisierung der Arme selbst auf Schwierigkeiten stößt.

Zumal für den Hauptarmnerven, der nach Entstehung und Funktion so große Übereinstimmung mit den Ganglionhörnern der Phylactolämen zeigt, wird ein Vergleich dadurch erschwert, daß er auf der Medianseite der Arme verläuft und zwar unter der Armfalte und über dem großen Armsinus, den man der Epistomhöhle der Bryozoen für homolog zu halten geneigt ist.

Die dorsalen und ventralen Mantelnerven der Brachiopoden, die vom Unterschlundganglion entspringen, könnte man mit den Tentakelscheidenerven der *Cristatella* vergleichen, mit denen sie in der Paarigkeit und der Plexusbildung gut übereinstimmen. Der Umstand, daß zuweilen der Ursprung der Mantelnerven auf den Schlundring verschoben ist, bewirkt eine weitere Annäherung an die Verhältnisse bei *Cristatella*. Neben dem Mantelnervenplexus sollen die Brachiopoden an den Armen typische Ganglienzellnetze besitzen, also gerade an einer Stelle, wo ich bei *Cristatella* niemals etwas Derartiges gefunden

habe. Nach der Beschreibung die Van Bemmelen (1883) gibt, muß ich es aber für gewagt halten, diese Zellnetze als nervös zu bezeichnen.

Bezüglich der letzten Klasse der Oligomeren, der Chaetognathen, erheben sich dieselben Schwierigkeiten wie bei den Brachiopoden. Die Lage des Cerebralganglions im Kopfsegment, dessen Deutung als Prostomium aber wegen des fast endständigen Mundes viel unsicherer erscheint als bei den übrigen Oligomeren, der Besitz eines größeren ventralen Ganglions im Rumpfabschnitt und die völlig epitheliale Lage aller Teile des Nervensystems deuten wohl nähere Beziehungen zu den Brachiopoden an, ergeben aber keine direkte Vergleichsmöglichkeit mit den Verhältnissen der ectoprocten Bryozoen.

Überhaupt bestätigt die Vergleichung der Nervensysteme der verschiedenen Klassen der Oligomeren, daß man keineswegs daran denken kann, alle in genetischen Zusammenhang zu bringen. Man wird vielmehr wenigstens drei parallele Entwicklungsreihen annehmen müssen (Chaetognathen — Brachiopoden; Enteropneusten — Pterobranchier; Phoroniden — ectoprocte Bryozoen). Nur bei den Bryozoen gibt das Nervensystem vollständig die epitheliale Lagerung auf. Zusammen mit der ungemein differenzierten Innervierung der Tentakelkrone läßt das die Bryozoen als die höchst entwickelte Klasse erscheinen. Der Mangel eines Unterschlundganglions erklärt sich vielleicht durch sekundären Verlust nach Ausbildung des dorsalen Armapparats bei den Lophopoden. Da manches dafür spricht, daß die Gymnolämen, di keinen Lophophor besitzen, aus Phylactolämen sich entwickelt haben, so würde daraus auch bei ihnen das Fehlen des Unterschlundganglions verständlich erscheinen. Die rudimentäre Beschaffenheit der Körperwandnerven wäre auf Reduktion nach Umbildung der Körperwand zur invaginierbaren Tentakelscheide zurückzuführen. Doch sind das lediglich Vermutungen, die erst durch umfassende vergleichend anatomische Untersuchungen zu stützen oder zu berichtigen wären.

Heidelberg, im Mai 1913.

Literaturverzeichnis.

1856. G. Allman, A Monograph of the Fresh-water Polyzoa. London.

1897. St. v. Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. XII.

1883. J. F. van Bemmelen, Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda Testicardines. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVI.
1848. P. van Beneden, Recherches sur les bryozaires fluviatiles de Belgique. Nouv. Mém. de l'Acad. Roy. des Sc. et B.-lettres de Bruxelles. XXI.
1903. A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems.
1890. Fr. Braem, Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Bibl. Zool. Bd. II. Hft. VI.
1900. L. Calvet, Contributions à l'histoire naturelle des bryozaires ectoproctes marins. Thèse Montpellier.
1843. B. Ch. Dumortier et P. van Beneden, Histoire naturelle des polypes composés d'eau douce. Nouv. Mém. de l'Acad. Roy. des Sc. et B.-lettres de Bruxelles. XVI.
1865—66. A. Hyatt, Observations on Polyzoa, Suborder Phylactolaemata. Communic. Essex Inst. Bd. IV u. V.
1887. K. Kraepelin, Die deutschen Süßwasserbryozoen. Monographie. I. Anat.-syst. Teil. Abh. Nat. Ver. Hamburg. Bd. X.
1868. H. Nitsche, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der phylactolaemen Süßwasserembryozoen, insbesondere von Alcyonella fungosa. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1868.
1905. G. Retzius, Das sensible Nervensystem der Bryozoen. Biol. Unters. Neue Folge. Bd. XII.
1888. A. Saefftigen, Das Nervensystem der phylactolaemen Süßwasserbryozoen. Zool. Anz. 1888.
1887. M. Verworn, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserbryozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der gebrauchten Abkürzungen.

Acc.Fas., accessorische Nervenfasern;
ax.Bünd., axiales Bündel von Fibrillen;
Anastom., Anastomosen;
ax.Kan., axialer Kanal;
Br., Brücke (Bedeut. s. Erklärung zu Fig. 3);
Cerebr.G., Cerebralganglion;
dist.Forts., distaler Fortsatz;
dors.N.Tent.Sch., dorsaler Tentakelscheidenerv;
Epist., Epistom;
epist.Nerv.Ring, epistomaler Nervenring;
Forts.G.Z., Ganglienzellfortsatz;
Gangl.Horn, Ganglionhorn;
G.Z., Ganglienzelle;
G.Z.Drm.Ntz., Ganglienzelle des Darmnetzes;
G.Z.Kol.W.Ntz., Ganglienzelle des Koloniewandnetzes;
G.Z.Tent.Sch.Nrv., Ganglienzelle eines Tentakelscheidenerven;
G.Z.Tent.Sch.Ntz., Ganglienzelle des Tentakelscheidenetzes;
Harnbl., sog. Harnblase;
lat.Plex.Tent., lateraler Tentakelplexus;
lat.Sinn.Z.Loph.Arm, Sinneszelle der Seitenwand der Lophophorarme;
Li, s. Erkl. zu Fig. 26.
mot.N.Tent., motorischer Tentakelnerv;
Musk.Z., Muskelzelle;
N.Forts., Nervenfortsatz;

Oesoph., Oesophagus;
oesoph.Plex., ösophagealer Nervenplexus;
or.Nerv.Ring, oraler Nervenring;
Plex.Retr., Nervenplexus zur Innervierung der Retractoren;
prox.Forts., proximaler Fortsatz;
Rad.N., Radialnerv;
Rect., Rectum;
Retract., Retractoren;
Ring.Musk.Z., Ringmuskelzelle;
Seit.N., Seitennerv;
sens.N.Loph.Arm, sensorischer Lophophorarmnerv;
sens.Tent.Plex., sensorischer Tentakelplexus;
Sinn.Haar, Sinneshaar;
Sinn.Z., Sinneszelle;
Sinn.Z.Epist., epistomale Sinneszellen;
Sinn.Z.MundR., Sinneszellen des Mundrandes;
Sinn.Z.Tent., Tentakelsinneszelle;
Tent.Sch., Tentakelscheide;
Tent.Sch.Nrv., Tentakelscheidenerv;
Varik., Varikosität;
ventr.N.Tent.Sch., ventraler Tentakelscheidenerv;
Verb.Fas., Verbindungsfasern (Erkl. s. Fig. 16);
Wurz.Rad.N., Wurzeln der Radialnerven.

Tafel XII.

Fig 1. Einzeltier von *Cristatella mucedo* vollständig evaginiert; von der Seite gesehen, mit einem Stück der Koloniewand. Nur ein Lophophorarm gezeichnet. *Cerebr.G*, Cerebralganglion; *dors.N.Tent.Sch.*, dorsale Tentakelscheidenerven; *Gangl.Horn*, Ganglionhorn; *G.Z.Kol.W.Ntz.*, Ganglienzelle des Koloniewandnetzes; *G.Z.Tent.Sch.Nrv.*, Ganglienzelle im Tentakelscheidenerv; *G.Z.Tent.Sch.Ntz.*, Ganglienzelle des Tentakelscheidenetzes; *Klch.Mmbr.*, Kelchmembran; *lat.Sinn.Z.Loph.Arm*, Sinneszelle der Lophophorarmseitenwand; *mot.N.Tent.*, motorischer Tentakelnerv; *Oesoph*, Oesophagus; *Plex.Retr.*, Plexus zur Innervierung der Retractoren; *Rad.N.*, Radialnerv; *Sinn.Z.Epist.*, Sinneszelle des Epistoms; *Sinn.Z.MundR.*, Sinneszelle des Mundrandes; *Sinn.Z.Tent.*, Tentakelsinneszelle; *ventr.N.Tent.Sch.*, ventrale Tentakelscheidenerven.

Fig. 2. Centralnervensystem und Tentakelnerven in der Ansicht auf die Oralfläche. Sensorische Tentakelnerven weggelassen. *Epist.Nerv.Ring*, epistomaler Nervenring; *or.Nerv.Ring*, oraler Nervenring.

Fig. 3. Centralnervensystem und Radialnerven von der Seite gesehen. Soll vor allem den genauen Verlauf der Radialnervenverästelungen und die Bildung des oralen Nervenringes zeigen. Die sensorischen Tentakelnerven (*sens. Tent.Plex.*) entspringen nur scheinbar so dicht übereinander aus den Radialnerven (*Rad.N.*), da man wegen des stark bogenförmigen Verlaufs der Radialnerven deren basalen Teil in der Lateralansicht stets perspektivisch verkürzt sieht. *Acc.Fas.*, accessorische feinste Fäserchen, die sich zwischen den Wurzeln der Radialnerven (*Wurz.Rad.N.*) plexusartig verbreiten. Die mit *Br* bezeichneten Brücken zwischen den motorischen Tentakelnerven sind Ausnahmebildungen. Die Klammern über den Tentakelnerven deuten an, welche Nerven jeweils zu einem Tentakel gehören.

Fig. 4. Zeigt dasselbe wie Fig. 3 von der Oralfläche gesehen, dazu aber den epistomalen Nervenring (*epist. Nerv.Ring*). *Oesoph.Plex.* gehört schon zum oesophagealen Nervenplexus und zeigt dessen Anastomosen mit dem oralen Nervenring. Die sensorischen Tentakelnerven (*sens-Tent.Plex.*) sind nur bei einem Teil der Radialnerven eingezeichnet.

Fig. 5. Einzelne Tentakelsinneszelle (*Sinn. Z. Tent.*) stark vergrößert, mit Sinneshaar und Nervenfortsatz (*N. Forts.*).

Tafel XIII.

Fig. 6. Ein Tentakel mit Sinneszellen (*Sinn. Z. Tent.*), dem zugehörigen sensorischen Plexus (*sens. Tent. Plex.*) und dessen Bildung aus Seitenzweigen der Radialnerven (*Seit. N.*). Bei einem Teil der Sinneszellen ist das Sinneshaar abgebrochen.

Fig. 7. Ganglienzellen und Fibrillenverlauf im Ganglionhorn. Die Fibrillen des Radialnerven (*Rad. N.*) suchen bei (*a*) gleich das Axialbündel (*ax. Bünd.*) auf, bei (*b*) ziehen sie unter Gitterbildung durch bipolare Ganglienzellen (*G. Z.*). Bei (*c*) ist eine Ganglienzelle in das Wurzelsystem eines Radialnerven hineingerückt.

Fig. 8. Stück eines Einzeltiers von der Dorsalseite betrachtet, um die dorsalen Tentakelscheidennerven zu zeigen. Vom Tiere nur der Umriß gezeichnet. *Sinn. Z.*, zweifelhafte Sinneszellen der Tentakelscheide.

Fig. 9. Basalteil einiger oraler Tentakeln (*Tent.*) mit der Kelchmembran (*Klch. Mmbr.*) von der Seite gesehen wie Taf. XI, Fig. 1. *Sinn. Z. Klch. Mmbr.*, Sinneszellen der Kelchmembran; *Sinn. Z. Mund R.*, Sinneszellen des Mundrandes.

Fig. 10. Zeigt den Faserverlauf im Ganglionhorn; bei (*a*) Verteilung der Fibrillen des Radialnerven auf die beiden motorischen Tentakelnerven (*mot. N. Tent.*); bei (*b*) und (*c*) durchqueren Fibrillen das Ganglionhorn; bei (*d*) Verbindung zwischen den Fibrillen benachbarter Radialnerven. *G. Z.*, Ganglienzelle mit undeutlichem Gitter. *Varik*, Varikositäten, sind Kunstprodukte.

Fig. 11. Innervierung des Epistoms (*Epist.*). Form und Lage desselben unnatürlich, da nach etwas gequetschtem Präparat gezeichnet. *Ax. Kan.*, axialer Kanal des Ganglionhorns; *Harnbl.*, Harnblase; *Sinn. Z. Epist.*, Sinneszellen des Epistoms.

Fig. 12. Einzeltier von der Seite, die aborale Hälfte des Tieres sowie die Tentakeln weggelassen. Innervierung der Retractoren (*Retract.*) durch plexusartige Querverbindungen (*Plex. Retr.*) zwischen dors. und ventr. Tentakelscheidennerven (*dors.* u. *ventr. N. Tent. Sch.*).

Fig. 13. Ganglienzellnetz der Tentakelscheide. Man beachte wie die Fortsätze ohne weiteres ineinander übergehen, z. B. bei (*a*), (*b*) u. (*c*). *Varik.*, Varikositäten, sicherlich Kunstprodukte.

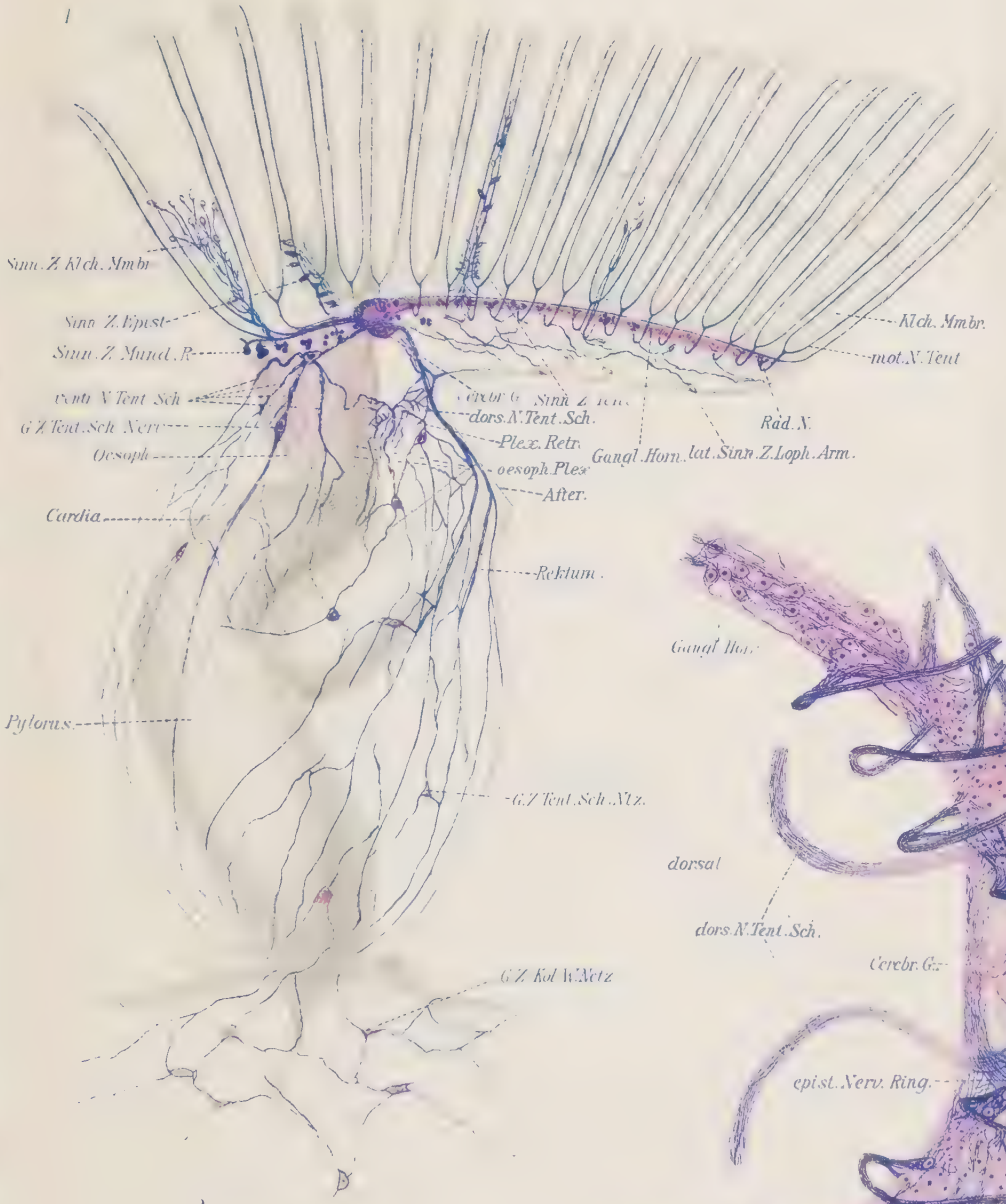
Fig. 14. Tentakelmuskelzellen mit zwei proximalen (*prox. Forts.*) und einem distalen Fortsatz (*dist. Forts.*).

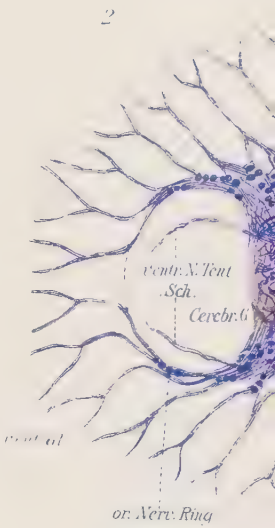
Fig. 15. Dasselbe; nur ist hier das dem Kern benachbarte Plasma blasig aufgetrieben, eine oft beobachtete aber nicht normale Erscheinung.

Fig. 16. Sinneszellen (*lat. Sinn. Z. Loph. Arm*) der Seitenwand der Lophophorarme. Um den Ursprung der zugehörigen sensorischen Nerven zu zeigen, ist der jeweils entsprechende Radialnerv mitgezeichnet. *Verb. Fas.*, zarte Verbindungsfasern zwischen den sensorischen Lophophorarmnerven (*sens. N. Loph. Arm*).

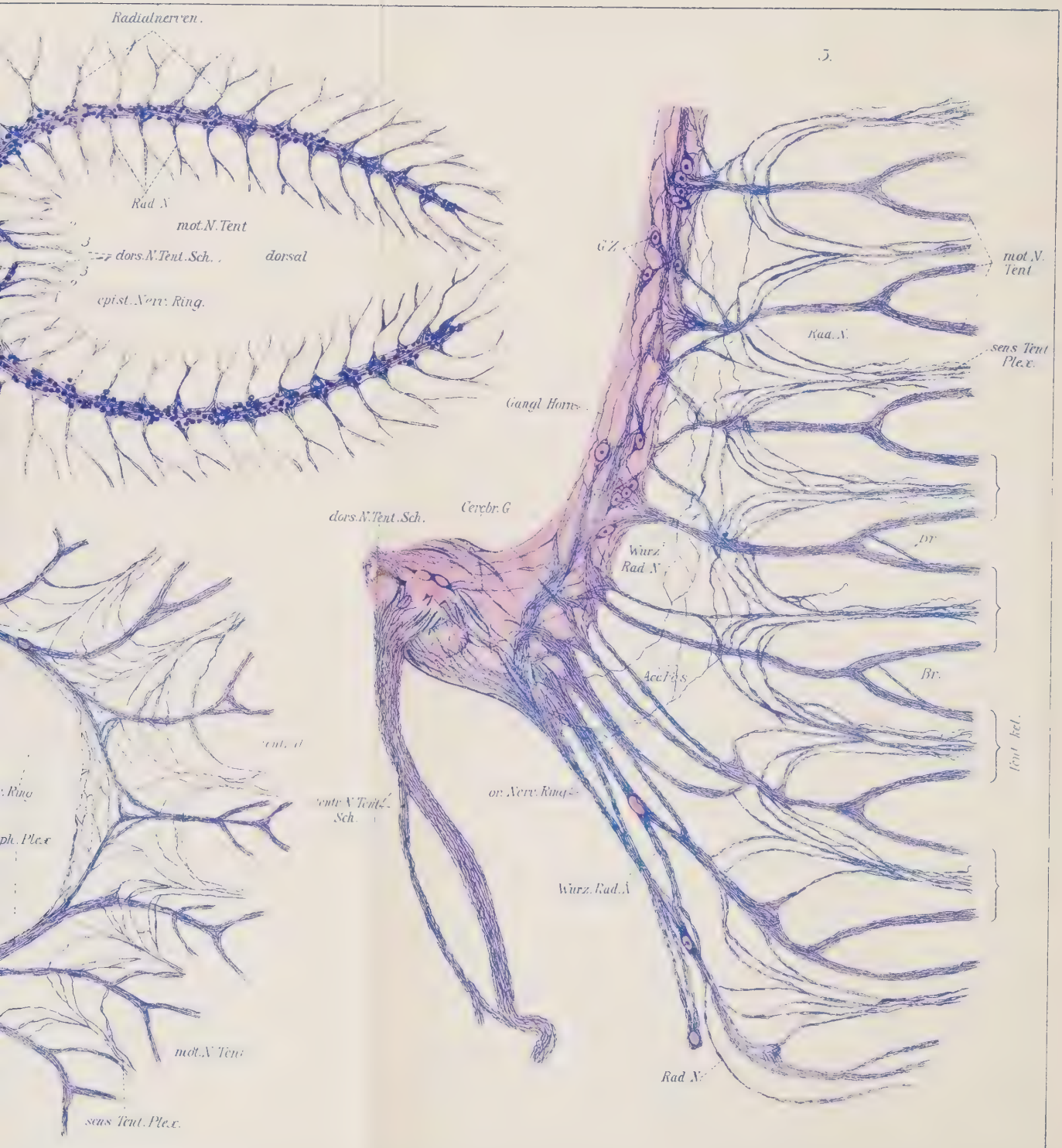
Tafel XIV.

Fig. 17. Verbindung zwischen Tentakelscheidenerv (*Tent. Sch. Nrv.*) und den Fortsätzen einer Zelle des Ganglienzellnetzes der Tentakelscheide (*G. Z. Tent. Sch. Ntz.*).

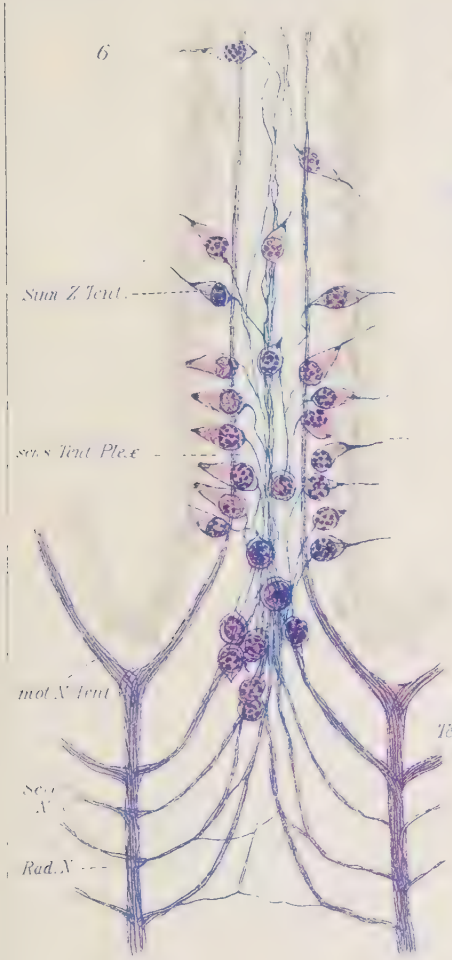

1
Sinn. Z. Klch. Mmbr.
Sinn. Z. Epist.
Sinn. Z. Mund. R.
vent. N. Tent. Sch.
G. Z. Tent. Sch. Nerv.
Oesoph.
Cardia
Pylorus
Klch. Mmbr.
mot. N. Tent.
Cerebr. G.
Sinn. Z. Tent.
dors. N. Tent. Sch.
Plex. Retr.
oesoph. Plex.
After.
Rad. N.
Ganql. Horn.
lat. Sinn. Z. Loph. Arm.
Rektum.
G. Z. Tent. Sch. Ntz.
G. Z. Kol. W. Netz
3.
Sinn. Haar.
V. Forts.
Sinn. Z. Tent.

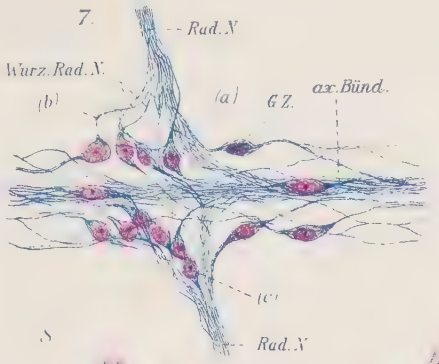

2
vent. N. Tent.
Sch.
Cerebr. G.
or. Nerv. Ring

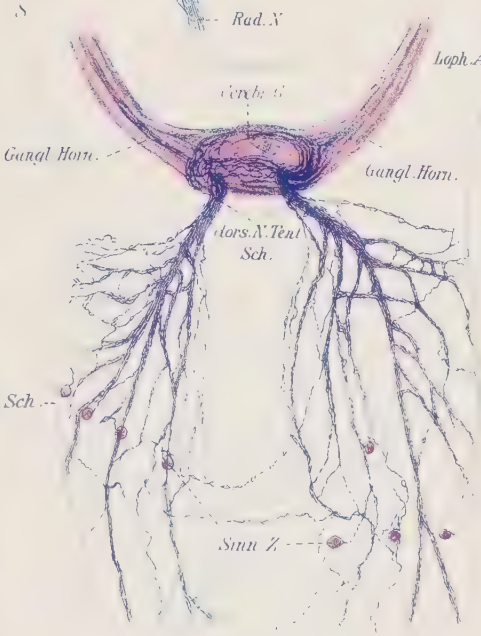
4.
Ganql. Horn
dorsal
dors. N. Tent. Sch.
Cerebr. G.
epist. Nerv. Ring.
Ganql. Horn
Wurz. Rad. N.
Rad. N.



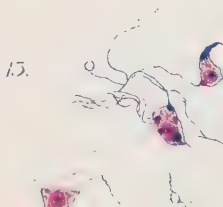
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

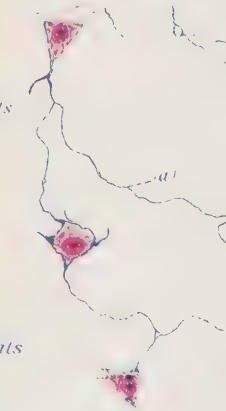

6
Sinn. Z. Tent.
sens. Tent. Plex.
mot. N. Tent.
Rad. N.


7.
Rad. N.
Wurz. Rad. N.
(b)
(a)
G. Z.
ax. Bünd.
(c)
Rad. N.


8
Loph. Arm.
Ganglion
Gangl. Horn.
Gangl. Horn.
dors. N. Tent. Sch.
Tent. Sch.
Tent. Sch.
Sinn. Z.

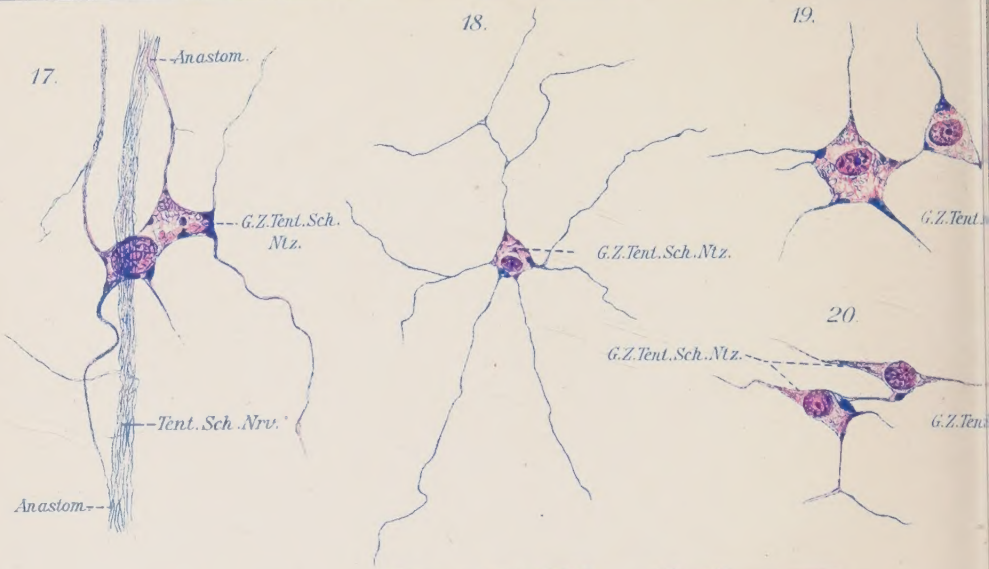
9.
Tent.
Kleb. Mmbr.
Sinn. Z. Mund
Ringkanal.

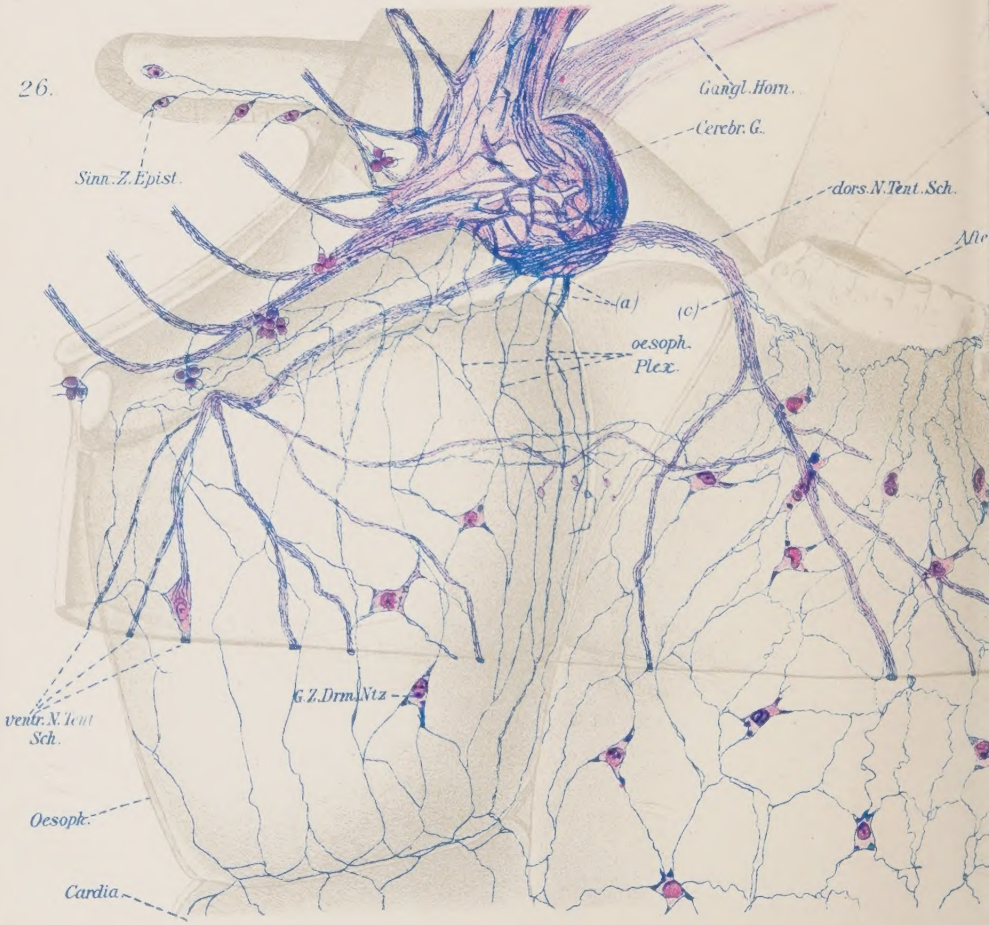

13.

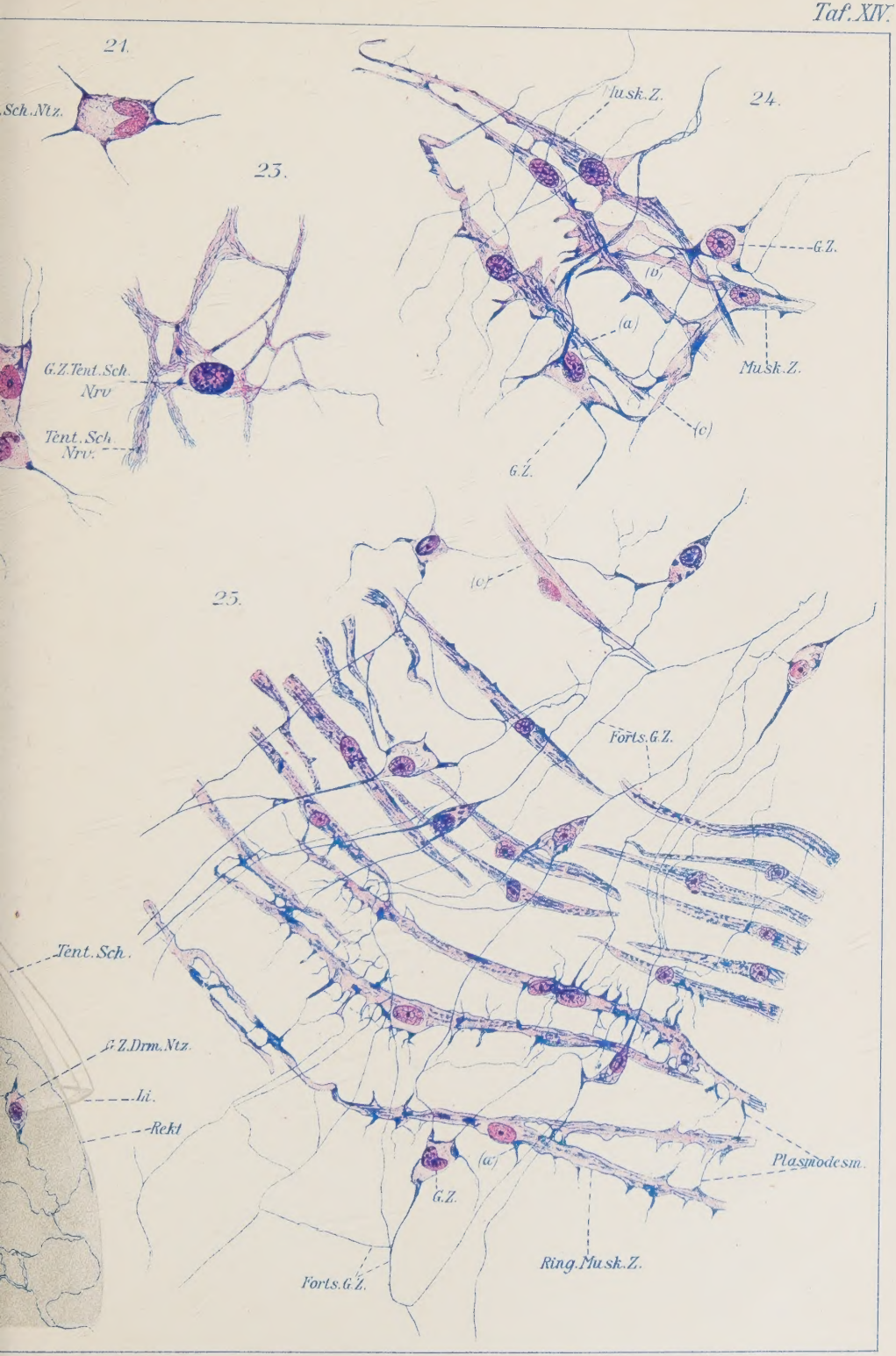

14
dist. Forts.
prox. Forts.

15
dist. Forts.
prox. Forts.

16
mot. N. Tent.
Rad. N.
sens. N. Loph. Arm.
lat. Sinn. Z. Loph. Arm.
Verb. Fas.
lat. Sinn. Z. Loph. Arm.


17.
Anastom.
G.Z.Tent.Sch. Ntz.
Tent.Sch.Nrv.
Anastom.
18.
G.Z.Tent.Sch.Ntz.
19.
G.Z.Tent.
20.
G.Z.Tent.Sch.Ntz.
G.Z.Tent


26.
Ganglion Horn.
Cerebr.G.
Sinn.Z.Epist.
dors.N.Tent.Sch.
(a)
(c)
oesoph. Plex.
G.Z.Drm.Ntz.
ventr.N.Tent Sch.
Oesoph.
Cardia



Leipzig u. Berlin.

Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.